



TITLE:

バイオテレメトリー情報によるマ
ダいの行動・生理に関する研究(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

光永, 靖

CITATION:

光永, 靖. バイオテレメトリー情報によるマダいの行動・生理に関する
研究. 京都大学, 2000, 博士(農学)

ISSUE DATE:

2000-09-25

URL:

<https://doi.org/10.11501/3174954>

RIGHT:

バイオテレメトリー情報によるマダイの
行動・生理に関する研究

光永 靖

2000年

目次

| | |
|--------------------------------|--------|
| 1. 序 |1 |
| 1-1. 我が国の水産資源としてのマダイ |1 |
| 1-2. 若狭湾におけるマダイ成魚の周年の行動 |1 |
| 1-3. バイオテレメトリーによる海洋生物研究の経過 |2 |
| 1-4. 本研究の目的と内容構成 |3 |
| 2. マダイの標準時の代謝量に及ぼす水温の影響　－室内実験－ |4 |
| 2-1. はじめに |4 |
| 2-2. 材料と方法 |5 |
| 2-2-1. 酸素消費量の測定 | |
| 2-2-2. 心電の導出 | |
| 2-2-3. 心拍数ピンガー(DOK-1)の開発 | |
| 2-2-4. 水温と酸素消費量・心拍数の関係 | |
| 2-2-5. 塩分と酸素消費量の関係 | |
| 2-2-6. 水圧と心拍数の関係 | |
| 2-3. 結果 |11 |
| 2-3-1. 酸素消費量の測定 | |
| 2-3-2. 心電の導出 | |
| 2-3-3. 心拍数ピンガー(DOK-1)の開発 | |
| 2-3-4. 水温と酸素消費量・心拍数の関係 | |
| 2-3-5. 塩分と酸素消費量の関係 | |
| 2-3-6. 水圧と心拍数の関係 | |
| 2-4. 考察 |19 |
| 2-5. 本章のまとめ |21 |
| 3. 水温・水深ロガーを用いた野外実験 |22 |
| 3-1. はじめに |22 |
| 3-2. 材料と方法 |22 |
| 3-3. 結果 |24 |
| 3-3-1. 経験水温 | |
| 3-3-2. 鉛直移動 | |
| 3-3-3. 周辺海域の水温の鉛直分布 | |
| 3-3-4. 標準時の代謝量の見積もり | |
| 3-4. 考察 |29 |
| 3-4-1. 遊泳行動 | |
| 3-4-2. 標準時の代謝量の見積もり | |
| 3-5. 本章のまとめ |31 |

| | |
|---------------------------|--------|
| 4. 水温・水深ピンガーを用いた野外実験 |32 |
| 4-1. はじめに |32 |
| 4-2. 材料と方法 |32 |
| 4-3. 結果 |34 |
| 4-3-1. 水平移動 | |
| 4-3-2. 鉛直移動 | |
| 4-3-3. 経験水温 | |
| 4-3-4. 周辺海域の物理環境 | |
| 4-4. 考察 |39 |
| 4-4-1. 遊泳行動 | |
| 4-4-2. 標準時の代謝量の見積もり | |
| 4-5. 本章のまとめ |42 |
| 5. 多項目ロガー・心拍数ピンガーを用いた野外実験 |44 |
| 5-1. はじめに |44 |
| 5-2. 材料と方法 |44 |
| 5-3. 結果 |45 |
| 5-3-1. 時間単位でみた遊泳行動の解析 | |
| 5-3-2. 分単位でみた遊泳行動の解析 | |
| 5-3-3. 秒単位でみた遊泳行動の解析 | |
| 5-4. 考察 |50 |
| 5-4-1. 時間単位でみた遊泳行動の解析 | |
| 5-4-2. 分単位でみた遊泳行動の解析 | |
| 5-4-3. 秒単位でみた遊泳行動の解析 | |
| 5-4-4. 活動時の代謝量の見積もり | |
| 5-5. 本章のまとめ |53 |
| 6. 総合考察 |55 |
| 6-1. 本研究の目的と成果 |55 |
| 6-2. 本研究の特色 |56 |
| 6-3. 今後の課題 |57 |
| 謝辞 |58 |
| 引用文献 |59 |

1. 序

1-1. 我が国の水産資源としてのマダイ

マダイ *Pagrus major* は、日本人にとってもっともなじみ深い海産魚種のひとつで、昔から祝い事にかかせない高級魚である。その生産は漁業と養殖に分けられる。平成9年漁業養殖業生産統計年報によると、マダイは主として定置網、底引き網、一本釣りで漁獲されており、漁獲量は1万5千トンに上る。しかし、近年マダイの漁獲量は減ってきているため、人工種苗放流による資源の増殖が全国的に展開されている。全国26府県の種苗生産および放流量はそれぞれ30,330千尾、22,414千尾である。このように、我が国の沿岸漁業・養殖業におけるもっとも重要な魚種のひとつであるマダイの行動生態の把握は、漁獲効率の改善や養殖生産の効率化に資するばかりでなく、資源の変動解明と管理における定量的な根拠を与える。

1-2. 若狭湾におけるマダイ成魚の周年の行動

魚類は陸上動物と比べて行動生態を直接観察、測定することが困難である。そのため魚類の行動生態研究は従来、標識放流や漁獲量変動の解析といった間接的な手法で行われてきた(宗清ら, 1981; 京都府海洋センター季報, 1983¹⁾)。このような調査研究の結果から、例えば若狭湾におけるマダイ成魚の周年の行動生態は、おおまかに以下のように推定されている(Fig. 1)。

春季に遊泳層の水温が上昇すると、産卵のために接岸する。水温が14～18℃になる5月上旬～6月上旬頃に外洋域の天然礁に集まり産卵を行う。夏季から秋季にかけては大きな移動を行わず、湾内に滞留する。冬季には徐々に沖合に移動し、水温が12℃以下に低下すると摂餌を行わなくなり、主に水深100m域の沖合で越冬する。

しかし、標識放流では得られる情報が放流

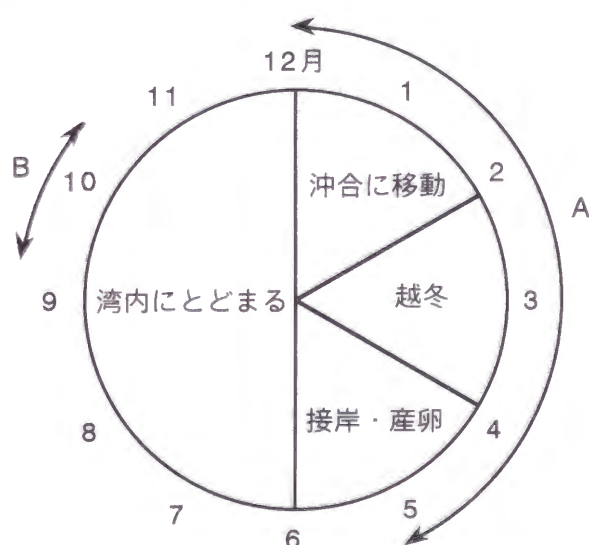


Fig.1 若狭湾におけるマダイ成魚の周年行動。
A, Bはそれぞれ水温・水深データロガーと
水温・水深ピンガーを用いて実験を行った
期間を示す。

¹⁾ 京都府海洋センター季報(1983), 標本日誌からみた京都府沿岸の漁場, 16.

点と再捕点の2点に限られるために、その間の移動経路や周囲の環境情報は推測に頼らざるを得ない。また、漁獲量調査では漁業の行われている海域の情報しか得られない。このように、従来の行動生態研究の手法では得られる情報が間接的であり、時間的・空間的に制限されるという問題があった。

1-3. バイオテレメトリーによる海洋生物研究の経過

水中の生物の行動に関する情報を、直接的に、しかも連続して得ることが可能な手法のひとつに、バイオテレメトリー(生物行動遠隔測定)が挙げられる。バイオテレメトリーに用いられる測器は、各種センサーによる測定値を内部メモリーに記録するデータロガー、電波や超音波を測定値のキャリアとしてリアルタイムにデータを得る発信器、人工衛星を利用して個体の位置情報等を得る人工衛星送信機(PTT)に大別される。

バイオテレメトリー測器の開発は1960年代に始まったが、近年、マイクロエレクトロニクス技術の急速な発達により、測器の性能も急速に向上した。発信器は、当初は単に個体を追跡し、水平的な移動記録を得ようとする発信標識であった。その後、温度や水深などの情報を得る発信器の開発が進み、わが国でも、ブリ(町中, 1977; 村山, 1977), マダイ(市原, 1977; 町中, 1980; 柿本ら, 1980), ヒラメ(柿元, 1991), サケ(添田, 1991; 田中, 1997), マグロ(小井土, 1991), ビワコオオナマズ(北川ら, 1996; Takai et al., 1997)など様々な種について、発信器を用いた研究が行われた。データロガーは開発当初、アザラシ、オットセイ、ウミガメなど大型の生物に装着された(Kooyman, 1965; Naito et al., 1989; Sakamoto et al., 1990, 1993)。近年、小型化が進み、ヒラメ(梨田, 1997)やブリ(笠井ら, 1998)など魚類にも十分適用できるようになってきた。人工衛星送信機もこれまで、呼吸のために水面に浮上する海産ほ乳類、ウミガメなどに用いられてきた(田中, 1991; Morreale et al., 1996; Sakamoto et al., 1997)。現在、小型化と切り離し装置の発達により、マグロ等の大型魚類への利用が始まった。

これらの測器を用いた調査研究により、たとえば自然海域を自由に遊泳する個体の水平移動や鉛直移動と移動経路に沿った水温・水深情報が、直接的にしかも連続的に得られるようになった。普段、直接目にするののできない自然環境下での海洋生物のありのままの姿を把握することは、生態研究上非常に魅力的であるばかりでなく、重要な食料資源である水産生物の資源変動を解明し、管理を行う際に役立つ。さらには、絶滅の危機に瀕した種の保護や、人間活動にともなう地球環境変化が水産生物に与える影響を

予測する上でも有効である。

しかし、魚類が自然環境下で示す行動やその時の水温・水深と、エネルギー代謝量に代表される個体内の生理的变化との関係を定量的に測定した例はほとんどない。複雑な環境変動を示す野外においては、環境変動に伴う個体の生理的变化は遊泳行動に大きな影響を与えていることが予想できる。すなわち、野外における個体の生理的变化を定量的に見積もることは、生物と周囲の環境との関係を明らかにする重要な鍵である。

1-4. 本研究の目的と内容構成

本研究の目的は、個体の行動・生理に関する情報を遠隔測定する、新しいバイオテレメトリー技術を開発するとともに、それを用いて野外における個体の代謝量を見積もることである。

本研究はその目的にそって6章により構成されている。第2章では、室内実験の結果が示されている。そこでは、基礎的生理情報、たとえば水温変化と酸素消費量の関係、あるいは水温変化と心拍数の関係について、あらかじめ水槽実験により確かめた。この室内実験の結果と自然水域での行動情報とを組み合わせることにより、個体の代謝量の見積もりを行った。

自然水域での行動情報記録には、様々な時間スケールの測定に適したバイオテレメトリー測器を用いた。数ヶ月間以上の記録を得るためにはデータロガーを、1ヶ月間の記録には超音波発信器(ピンガー, Pinger)を、さらに短時間の記録には多項目データロガーを用いた。第3章では、約半年にわたって海域を自由に遊泳するマダイの遊泳水深と周囲の水温をデータロガーを用いて測定し、水温の季節変動に対するマダイの行動解析と、室内実験の結果にもとづいて標準時の代謝量の見積もりを行った。第4章では、ピンガーを用いて、およそ1ヶ月にわたってマダイを追跡すると同時に、マダイの遊泳水深と周囲の水温を測定し、第3章と同様に標準時の代謝量の見積もりを行った。第5章では、加速度を記録する多項目データロガーを用いて、より時間スケールの短い遊泳行動解析を行った。同時に心拍数を遠隔測定し、室内実験の結果と組み合わせて活動時の代謝量の見積もりを行った。最後に第6章では、本研究の全般にわたる結果について総合的な考察を行い、残された課題を提示して結びとしている。

2. マダイの標準時の代謝量に及ぼす水温の影響　－室内実験－

2-1. はじめに

変温動物である魚類は、水温の変化がほぼ体温の変化として反映される(黒木, 1967; Reynolds et al., 1976; Crawshaw et al., 1976; 板沢, 1991). 黒木(1967)は、キンギョの腹腔内にサーミスタを挿入して体温の系時変化を測定し、水温と体温の関係を明らかにした. 代謝過程は酵素によって司られているために、化学反応速度に強く影響される. 化学反応速度はアレニウスの定理で説明されるように温度と正の相関があるため、生体の体温と代謝速度には正の相関がある. すなわち、魚類では水温の上昇がそのまま代謝量の増加となって表れる. この様な考えに基づき古くから様々な室内実験が行われ、それによって水温と代謝量の間には一定の関係が成り立つことが多くの魚種で知られている. 例えば、サケ(Brett, 1964)、ブラントラウト(Beamish, 1964)、オオクチバス(Reynolds et al., 1976; Barney et al., 1983)、コイ(Crawshaw et al., 1976; Moffitt et al., 1977)、マダイ(板沢, 1977, 1991)などがあげられる.

個体の代謝量変化と、個体によって水中から取り込まれる溶存酸素量とは密接に関係している. 換言すれば個体の酸素消費量は、エネルギー代謝を定量的に捉えたものである. このため養殖施設や活魚輸送において収容可能量を推定する場合、第一に考慮すべきパラメーターであり、水産学的に極めて重要な情報である. これまでにも室内実験でコイ(川元, 1966; 尾崎, 1970)、ヒラメ(西田, 1974)、マダイ(諸岡, 1967; 板沢, 1977, 1991)、シロギス(城戸ら, 1985)など様々な魚種の酸素消費量が測定されている. しかし、従来の方法では開放系の野外において、酸素消費量を直接測定することは不可能であった. そこで、標準時の酸素消費量と水温の間に一定の関係が成り立つことに注目し、実験室内で得た基礎資料を海域で得られた結果と組み合わせて解析することにより、野外での標準時の代謝量を見積もった.

心拍数は、体内に酸素を輸送する心臓の拍動頻度を捉えたものであり、体内組織が要求する酸素量に伴って変化する. 酸素消費量と心拍数の間に一定の関係が成り立つことに注目して、心拍数の遠隔測定で間接的に代謝量を見積もろうとする研究がなされている(Priede et al., 1977; Priede, 1983; Armstrong, 1986; Armstrong et al., 1989; Lucas et al., 1991; Sureau et al., 1991). なかでも Lucas et al. (1991)は、淡水域でパイクに心拍数トランスミッターを装着し、心拍数の遠隔測定を試みた. そして実験室で測定した個体の酸素消費量

と心拍数との関係から代謝量を見積もり、エネルギー収支について考察を加えている。しかし、こうした手法を海洋生物に当てはめた例はまだない。それは海洋では対象魚に発信器を装着しても、探索を必要とする範囲が広く、適切な情報を得にくいという理由による。そこで、海洋における心拍数の遠隔測定に対応したピンガーを開発した。

マダイについて酸素消費量や心拍数を測定した研究例は既にあるが(板沢, 1977; 諸岡, 1967), 海域でマダイが経験すると考えられる広い水温範囲にわたって同一条件下で測定を行った例はない。酸素消費量や心拍数は水温だけでなく、酸素分圧や二酸化炭素分圧、水質、外界からの刺激、測定容器の大きさ等の環境要因や、さらには同一種であっても、大きさ、活動度、飢餓度、ストレス等の個体側の要因によって変化しやすい(板沢, 1981)。これらの要因を一定に保つために、独自に測定システムを開発して測定を行った。システムの開発に当たっては、近年のマイクロエレクトロニクス技術の発展の成果を用い、長時間にわたって自動測定が行えるシステムとした。このシステムを用いて、水温が標準時の代謝量に与える影響を明らかにした。さらに、塩分および水圧が代謝量に与える影響についても明らかにした。

2-2. 材料と方法

2-2-1. 酸素消費量の測定

酸素消費量の測定は板沢(1981)を参考にして、Fig. 2に示すような流水式のシステムで行った。システムの概要は以下の通りである。呼吸室は10mm厚の亚克力板で作製した容積56lの密閉水槽である。呼吸室の外形および寸法をFig. 2に示す。マグネットポンプを用いて一方の流入口より酸素飽和状態の海水を一定量流入させ、他方より供試魚が呼吸した後の海水を排出させた。呼吸室の周囲を発泡スチロール板で覆い、恒温性を高めると共に、外界からの視覚的な刺激を遮断したため、実験中呼吸室内は薄暗く保たれていた。水槽上面には直径約3cmの覗き穴を設け、数時間おきに目視観察を行った。呼吸室通過前後の溶存酸素量と流水量を測定することにより、個体の単位時間あたりの酸素消費量(OC, mg/min)は以下の式で算出できる。

$$OC = (DO_{in} - DO_{out}) \times F$$

ここで DO_{in} は呼吸室通過前の海水の溶存酸素量(mg/l)、 DO_{out} は呼吸室通過後の溶存酸素量(mg/l)、 F は流水量(l/min)である。飼育水中の酸素濃度の低下による呼吸依存を防ぐために、呼吸室通過後の酸素飽和度が70%を下回らないように流水量を調節した。溶存

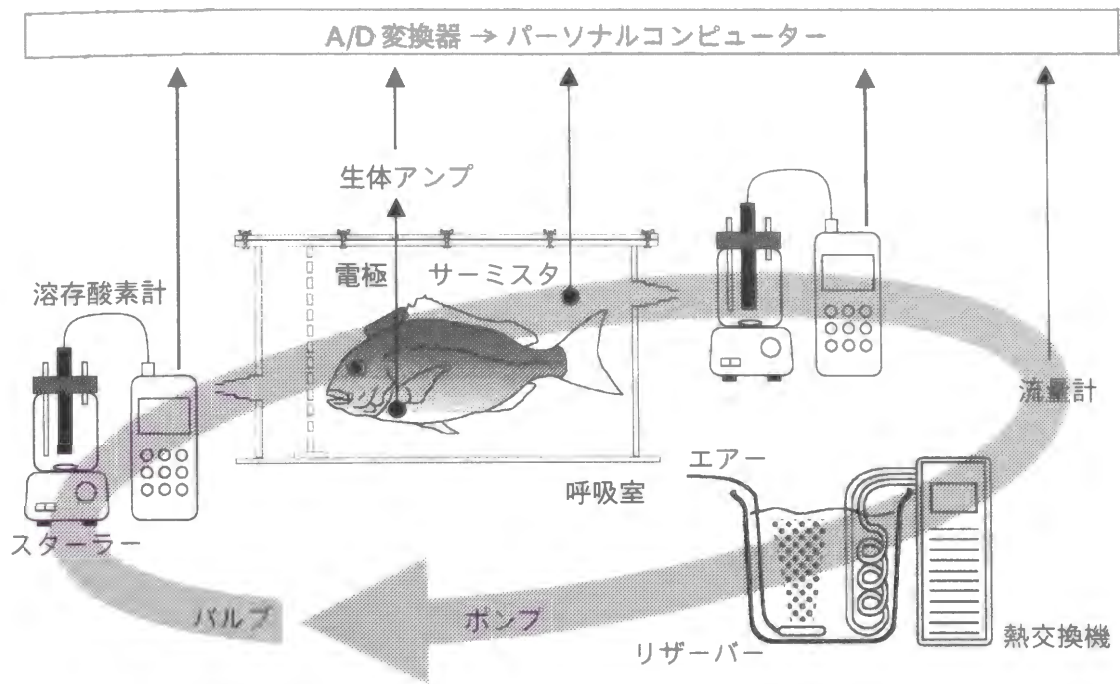


Fig. 2 室内実験の概要。

←は海水の流れを，↑はアナログデータの流れを示す。

酸素量は，隔膜式ガルバニ電池法の溶存酸素計 (堀場製作所, OM-14) で測定した。各測定前に5%亜硫酸ナトリウム溶液と, 30分間エアレーションを行ったイオン交換水で溶存酸素計のキャリブレーションを行った。

2-2-2. 心電の導出

マダイを 1:1000 のフェノキシエタノールで麻酔した後，電極を囲心腔内に挿入した。電極の作製と挿入方法は難波(1978)を参考にした。電極には2本のナイロン被覆を施したステンレスワイヤ(直径約0.7mm)を結束し，結束部を2液性エポキシ接着剤で絶縁処理したものを用いた。電極の外観をFig. 3に示す。結束部から約50mmの位置の被覆を2, 3mm 剥がし電極部とする。結束部が体内に潜り込むのを防ぐために電極を洋裁用ボタンに通し，畳針(直径1.5mm,

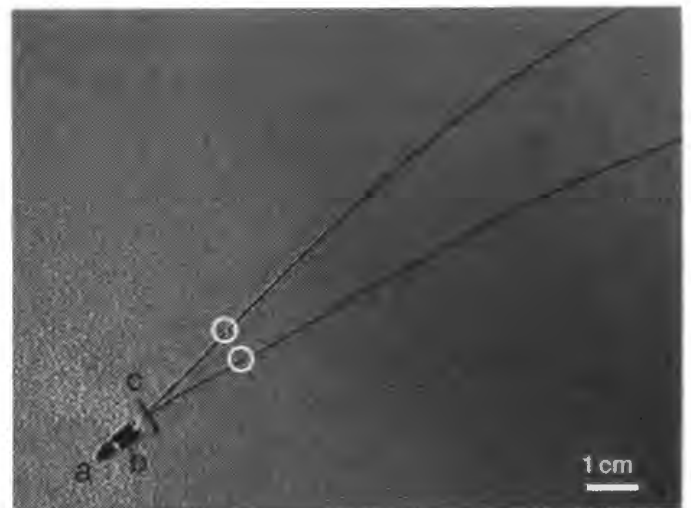


Fig. 3 電極の外観。

材質はナイロンコートステンレスワイヤ (直径約0.7mm)。

○部分の被覆を剥がし，電極部とする。

a: 結束部, b: ゴム管および仮止め用つまようじ, c: 洋裁用ボタン。

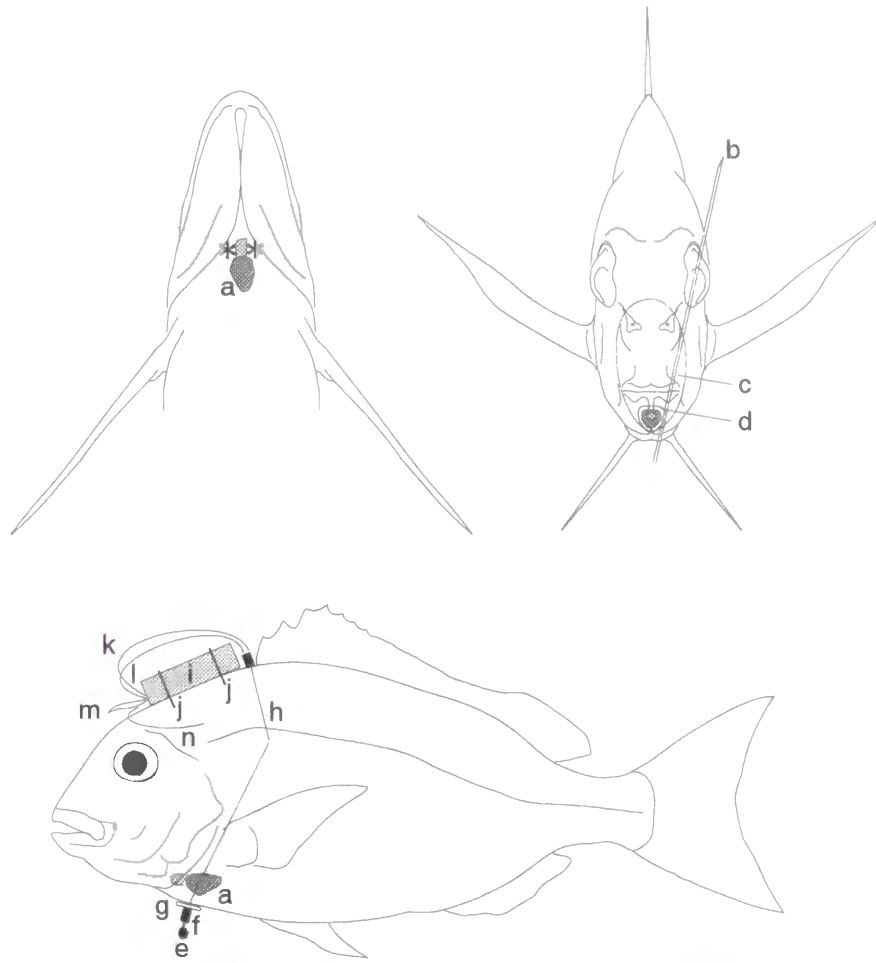


Fig. 4 電極の挿入位置と電極および心拍数ピンガーの装着方法.
 *: 挿入位置, a: 心臓, b: 畳針, c: 腹腔, d: 囲心腔, e: 結束部,
 f: ゴム管および仮止め用つまようじ, g: 洋裁用ボタン, h: 電極,
 i: 心拍数ピンガー, j: 電気配線結束用バンド, k: プラスリード線,
 l: マイナスリード線, m: 起動リード線, n: アースリード線.

長さ200mm)を用いて、電極を囲心腔内に挿入した。電極の挿入位置および装着方法をFig. 4 に示す。

電極挿入後、マダイをエアレーションを施した50lポリカーボネイト水槽に移し回復させた。導出した心電位を生体電気用アンプ(日本光電, MEG-2100)で増幅し、A/Dコンバーター(計測技研, LAB STACK)を介してパーソナルコンピューター(Apple, PowerBook 5300cs)に入力した。モニターに描画した心電波形を見ながら電極を動かし、最も大きな心電位が得られる位置、すなわち電極部が心臓に接したと思われる位置で電極を固定した。電極の固定は、マダイの腹部と背部側のゴム管につまようじを刺して仮止めした後、瞬間接着剤を用いて行った。さらに心電波形の基線の揺れが少なくなるように、生体アンプの高低周波数カットフィルター値を調整した。

2-2-3. 心拍数ピンガー(DOK-1)の開発

個体の心拍数を遠隔的に測定するピンガーをアレック電子株式会社と共同で開発した。2-2-2で行った心電図の測定結果をふまえて、しきい値、フィルター値等のアルゴリズムを決定し、心電図中のR波に対応してパルスを発するように設計した。完成した心拍数ピンガー(アレック電子, DOK-1)の外形は、長さ50mm、直径15mm、空中重量17.5g、水中重量6.4g、搬送超音波の周波数は75.1kHzである。心拍数ピンガーの外観をFig. 5に示す。内部構造は電池・入力部・フィルタ回路・プリアンプ回路・コンパレー

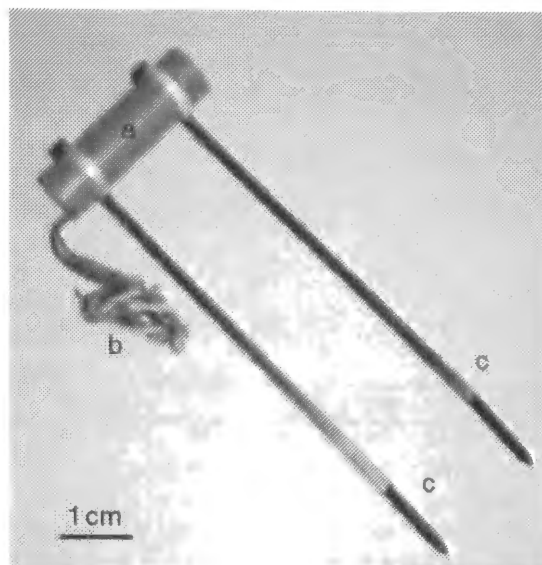


Fig. 5 心拍数ピンガー(アレック電子, DOK-1)の外観。
a: 本体, b: リード線(5本), c: 電気配線結束用バンド。

タ回路・発信回路・振動子からなる。発信器本体からは合計5本のリード線が伸出しており、2本のスイッチ線を短絡させることで起動する。プラス線およびマイナス線を2本の電極と接続し、心電位を入力する。アース線は被覆を剥ぎ、海水中にたらすことで十分な効果が得られる。

開発した心拍数ピンガーの動作実験を、社団法人日本栽培漁業協会伯方島事業場地先海面生け簀で行った。生け簀の大きさは、縦5m、横5m、深さ2.5mである。体重1.26kgのマダイ(個体ID: 2A)に、2-2-2で述べた方法で電極を挿入した。供試個体の概要をTable 1に示す。モニター上の心電波形中のR波と心拍数ピンガーのパルスが一致していることを確認した後、2本の電極と発信器のプラス線およびマイナス線とを半田付けし、熱可塑性樹脂を用いて入念に絶縁処理を施した。折り畳み式パイプイスを逆さにし、ウレタン板をV字型に取り付けた簡易手術台にマダイを乗せ、魚体を定位した。手術中の酸素欠乏を防ぐために、ホースをマダイの口に挿入し、鰓に海水を貫流させた。あらかじめ発信器本体に取り付けておいた電気配線結束用バンド(長さ200mm、幅5mm)を、畳針(直径1.5mm、長さ150mm)を用いてマダイの背鰭前部の筋肉に貫通させ、発信器を装着した。この際、余った電極およびリード線を個体の背部と発信器本体の隙間に挟み込み、遊泳中に障害物に引っかからないように処理した。電極および心拍数ピンガーの装着方法をFig. 4に示す。

Table 1 供試個体の概要および測定項目

| 章 | 個体 ID | 尾叉長 (cm) | 体重 (kg) | 備考 | 測定項目 | 環境要因 | 測定日 | | |
|-------|-------|----------|---------|----|-----------|----------|---------------|---------------------------|------|
| 2-2-4 | 2A | 43.3 | 1.26 | 養殖 | 心拍数 | - | 1997.12.16-17 | | |
| 2-2-4 | 2B | 30.0 | 0.47 | 養殖 | 酸素消費量 | 水温 | 1996.10.1-5 | | |
| 2-2-4 | 2C | - | 0.60 | 養殖 | 酸素消費量 | 水温 | 1996.8.5-8 | | |
| 2-2-4 | 2D | - | 0.62 | 養殖 | 酸素消費量 | 水温 | 1996.8.12-18 | | |
| 2-2-4 | 2E | 45.0 | 1.60 | 養殖 | 酸素消費量・心拍数 | 水温 | 1996.11.9-12 | | |
| 2-2-4 | 2F | 42.5 | 1.80 | 養殖 | 酸素消費量・心拍数 | 水温 | 1999.3.10-17 | | |
| 2-2-5 | 2G | 40.0 | 1.20 | 養殖 | 心拍数 | 水温 | 1996.11.20-22 | | |
| 2-2-6 | 2H | 38.5 | 1.05 | 養殖 | 酸素消費量 | 塩分 | 1997.10.21-24 | | |
| 2-2-2 | 2I | 43.2 | 1.70 | 養殖 | 心拍数 | 水圧 | 1999.5.24-25 | | |
| 2-2-3 | 2J | 44.5 | 1.65 | 養殖 | 心電図 | - | 1996.11.11 | | |
| | | | | | 測定間隔 | 放流日 | 放流地点 | 水深 (m) | |
| 3 | 3A | 51.5 | 2.45 | 天然 | 水温・水深 | 30min | 1997.11.6 | 35° 35.0° N, 135° 29.0° E | 54.0 |
| 3 | 3B | 59.0 | 3.30 | 天然 | 水温・水深 | 20min | 1997.11.6 | 35° 35.0° N, 135° 29.0° E | 54.0 |
| 3 | 3C | 43.0 | 1.50 | 天然 | 水温・水深 | 30min | 1997.12.1 | 35° 35.0° N, 135° 29.0° E | 54.0 |
| 3 | 3D | 42.0 | 1.50 | 天然 | 水温・水深 | 60min | 1998.11.27 | 35° 35.1° N, 135° 28.9° E | 51.3 |
| 3 | 3E | 53.5 | 2.60 | 天然 | 水温・水深 | 60min | 1998.11.27 | 35° 35.1° N, 135° 28.9° E | 51.3 |
| 3 | 3F | 54.0 | 2.60 | 天然 | 水温・水深 | 60min | 1998.11.27 | 35° 35.1° N, 135° 28.9° E | 51.3 |
| 3 | 3G | 51.5 | 2.60 | 天然 | 水温・水深 | 60min | 1998.11.27 | 35° 35.1° N, 135° 28.9° E | 51.3 |
| 3 | 3H | 44.0 | 1.65 | 天然 | 水温・水深 | 60min | 1998.11.27 | 35° 35.1° N, 135° 28.9° E | 51.3 |
| 4 | 4A | 50.0 | 2.20 | 天然 | 水温・水深 | - | 1996.9.7 | 35° 37.4° N, 135° 25.2° E | 56.0 |
| 5 | 5A | 52.5 | 3.61 | 養殖 | 加速度 | 1/128sec | 1998.10.5 | 百島1号海水池 | |
| | | | | | 水深・遊泳速度 | 1 sec | | | |

手術後、マダイをエアレーションを施した50lポリカーボネイト水槽に移し回復させた。遊泳行動に異常がないことを確認した後、マダイを生け簀内に放流し、心拍数の測定を開始した。心拍数ピンガーの超音波パルスは、生け簀中央部、水深約1mに設置したハイドロフォン(Vemco, VH65)で受信し、受信機(Vemco, VR28)に接続したパーソナルコンピュータ(TOSHIBA, Dynabook SS475)にパルス間隔を記録した。後にパルス間隔の記録を1分間あたりの心拍数に換算した。

2-2-4. 水温と酸素消費量・心拍数の関係

体重0.47～1.80kgの養殖マダイ6個体(個体ID: 2B～2G)を供試魚として、京都大学大学院農学研究科附属水産実験所において実験を行った。供試個体の概要をTable 1に示す。実験はすべて、タイマーを用いて照明をL12, D12に調節した実験室内で行った。実験に先立ってマダイは自然水温で飼育し、配合飼料を1日に1回、餌として飽食量与えたが、消化活動の影響を抑えるために測定開始2日前から給餌を中止した。2-2-2で述べた方法で電極を挿入したマダイを呼吸室に静かに投入し、海水を循環させ、測定を開始した。飼育水温を1°C/hourの速度で約5°C変化させた後、水温を一定に保ち、10～30°Cの範囲で測定できるように設定した。

呼吸室通過前後の溶存酸素量と流水量、および水温の測定値をアナログ出力し、A/Dコンバーターを介してパーソナルコンピューターに入力し、ハードディスク上に記録した。電極によって導出した心電位は、生体電気用アンプ(日本光電, MEG-2100)で増幅した後、同様に A/D コンバーターを介してパーソナルコンピューターに入力し、モニタ上に心電波形を描画した。記録は以下に示す 3 つの方法のいずれかでを行った。1. 心電位をデジタルデータとしてパーソナルコンピューターのハードディスク上へ記録。2. 描画した心電波形をビデオテープに録画。3. 前節 2-2-3 で開発した心拍数ピンガーを用いて心拍間隔をパーソナルコンピューターのハードディスク上へ記録。1, 2 の場合は、後に心電図中の R 波の数を計測し、1 分間あたりの心拍数を算出した。3 の場合は、心拍間隔の記録を 1 分間あたりの心拍数に換算した。

2-2-5. 塩分と酸素消費量の関係

体重 1.05kg の養殖マダイ(個体 ID: 2H)を供試魚として実験を行った。供試個体の概要を Table 1 に示す。2-2-4 で述べたシステムを用いて、酸素消費量を測定した。その際、水温は 20°C で一定に保ち、汲み置きした海水と淡水を配合して、塩分 31.0 ~ 33.0psu の範囲で測定を行った。塩分の測定は、塩分・水温データロガー(アレック電子, MDS-CT)を用いて行った。

2-2-6. 水圧と心拍数の関係

1999 年 5 月 24 日から 25 日にかけて、京都府舞鶴市成生崎沖、水深約 80m 地点(35° 37.4N, 135° 25.2E)で実験を行った。体重 1.70kg の養殖マダイ(個体 ID: 2I)に、2-2-3 で述べた方法で心拍数ピンガー(アレック電子, DOK-1)を装着した。供試個体の概要を Table 1 に示す。心拍数ピンガーを装着したマダイを縦 50cm, 横 30cm, 高さ 20cm のプラスチック製ケージに収容し、水深約 7m に沈めて心拍数の測定を開始した。ピンガーのパルスは船舷に備え付けたハイドロフォン(Vemco, VH65)で受信し、受信機(Vemco, VR28)に接続したパーソナルコンピューター(TOSHIBA, Dynabook SS475)にパルス間隔を記録した。後にパルス間隔の記録から心拍数を算出した。

ケージに結びつけたロープには、あらかじめ 25m 間隔でブイを取り付けるためのフックを取り付けておいた。心拍数が安定するまで約 6 時間待ち、ケージを 1m/min 以下の速度でゆっくりと水深約 25m まで沈めた。その後は 2 時間おきに約 25m ずつ水深約 80m ま

で3段階の水深に沈めた．水深約7mに沈めた測定を測定1とし，その後3段階の水深に沈めた測定を順に測定2, 3, 4とする．ケージには水温・水深データロガー(Vemco, MINILOG-TDX)を取り付けておき，マダイの周囲の水温とケージの水深を記録した．加えて，測定期間中にCTD観測を行い，測定海域の水温・塩分の鉛直構造を記録した．

2-3. 結果

2-3-1. 酸素消費量の測定

体重0.47～1.60kgの4個体(個体ID: 2C～F)について，測定水温が $19.9 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.)でほぼ同一のときの酸素消費量を Fig. 6 に示す．魚体重(w, kg)と酸素消費量(OC, mg/min)との関係については，酸素消費量は体重の約0.8乗に比例するという結果が得られた．つまり，

$$\text{OC} = 0.0078 w^{0.80}, \quad R = 0.92$$

となった．この結果をふまえて，今後は酸素消費量を1分間あたり，体重の0.8乗あたりの単位で表した．

Fig. 7に体重0.62kgの個体(個体ID: 2D)について行った実験のうち，測定開始から36時間の酸素消費量の変化を示す．この間の水温は $20.4 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.)でほぼ一定であった．測定開始当初は1.5 mg/min前後の値を示したが，約20時間後には1.2 mg/min前後の

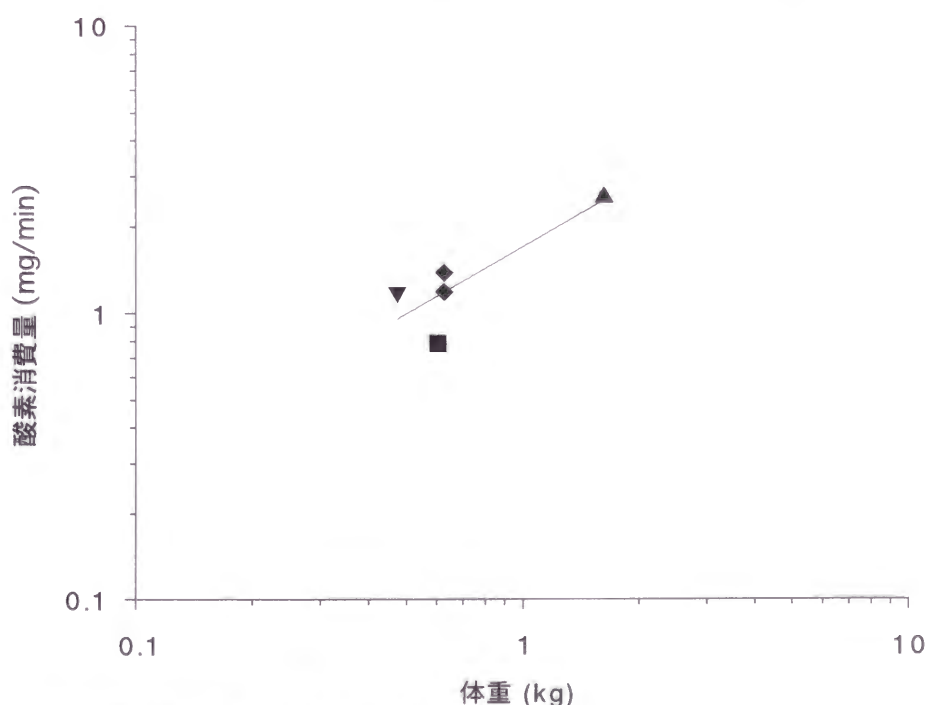


Fig. 6 体重と酸素消費量の関係.
体重 (kg) は，▼ : 0.47，■ : 0.60，◆ : 0.62，▲ : 1.60，
水温は $19.9 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.) .

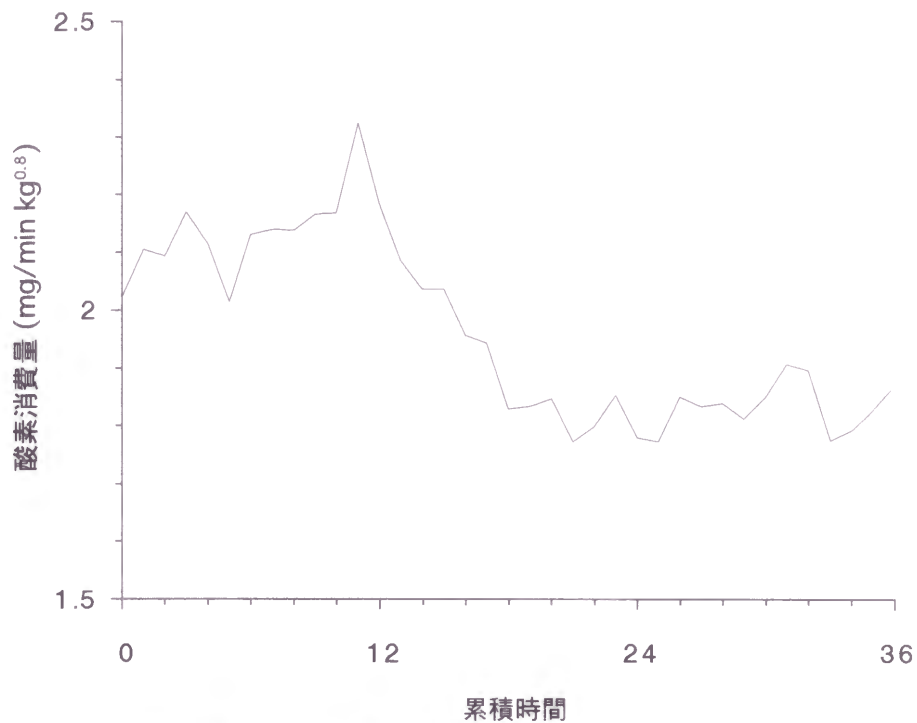


Fig. 7 測定開始後 36 時間の酸素消費量の変動.
体重は 0.62kg, 水温は $20.4 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.).

値となり、その後は比較的安定した値を示した。目視観察でも測定開始後約 20 時間は、個体が落ちつかず水槽の端に頭を押しつけて上下に移動するのが確認された。このことから個体が新しい実験環境に順応するまでに約 20 時間を要すると考えられる。この結果をふまえて、今回すべての実験は測定前に 20 時間以上の順応時間を設け、解析には測定開始から 20 時間以上経過したデータを用いた。

2-3-2. 心電の導出

体重 1.65kg の個体(個体 ID: 2J)から導出した心電図の一例を Fig. 8 に示す。測定中の水

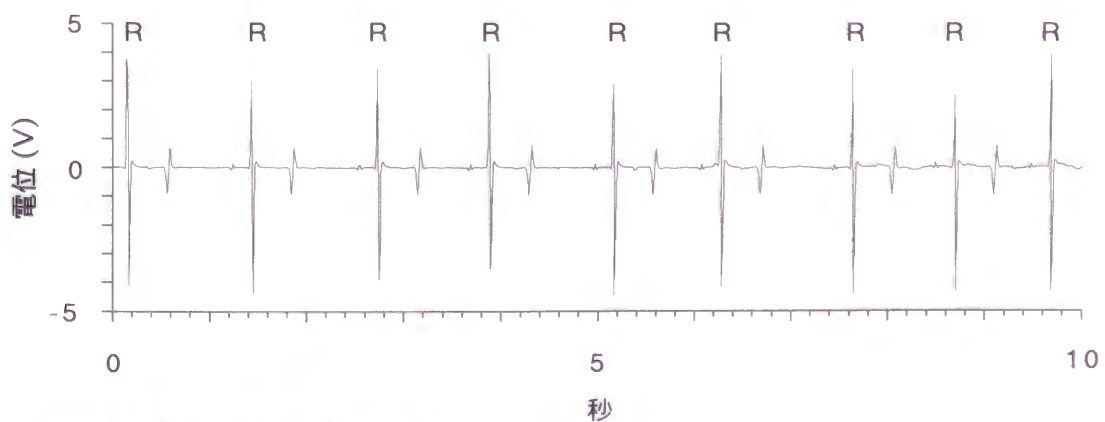


Fig. 8 導出した心電図の一例.
体重は 1.65kg, 水温は $20.0 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.).
R は心電波形の R 波を示す. 生体アンプの設定は、ゲイン 100 倍,
低周波数カット 50Hz, 高周波数カット 100Hz.

温は $20.0 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.) でほぼ一定であった。測定時の生体アンプの設定は、ゲインが 100 倍、高低周波数カットフィルター値がそれぞれ 100Hz, 50Hz である。生体アンプの高低周波数カットフィルター値を調整することで、心電波形の基線を安定させ、心室の興奮に伴うもっとも大きな電位変化である R 波を鮮明に検出することができた。

2-3-3. 心拍数ピンガー(DOK-1)の開発

電極および発信器の装着手術後、マダイをエアレーションを施した 500l ポリカーボネイト水槽に戻したところ数分後に回復した。2 時間ほど観察したが、遊泳行動に異常が見られなかったため生簀内に放流した。放流と同時に心拍数の測定を開始し、12 月 16 日 17:00 から 12 月 18 日 10:00 まで、約 42 時間にわたって連続的に心拍数を遠隔測定した。得られた心拍間隔の記録には、超音波パルスが受信できなかったことによる異常に長い値や、おそらく筋電の混入や海中のノイズによると思われる異常に短い値が含まれていたために、500ms 以下と 2000ms 以上の値を取り除いたものを解析に用いた。心拍間隔から換算した心拍数の変動を Fig. 9 に示す。マダイの心拍数は、生簀に放流した直後は約 85 beat/min(bpm) の高い値を示した。その後心拍数は徐々に減少していき、17 日の 2:00 頃には 60bpm まで減少した。12:00 までは約 60 ~ 70bpm の間で変動したが、測定開始から約 20 時間後の 17 日 15:30 頃に 50bpm まで減少し、その後は測定終了まで約 50 ~ 60bpm の間で変動した。測定期間中、水温データロガーで測定した生簀内の水温は $16.1 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.) でほぼ一定であった。

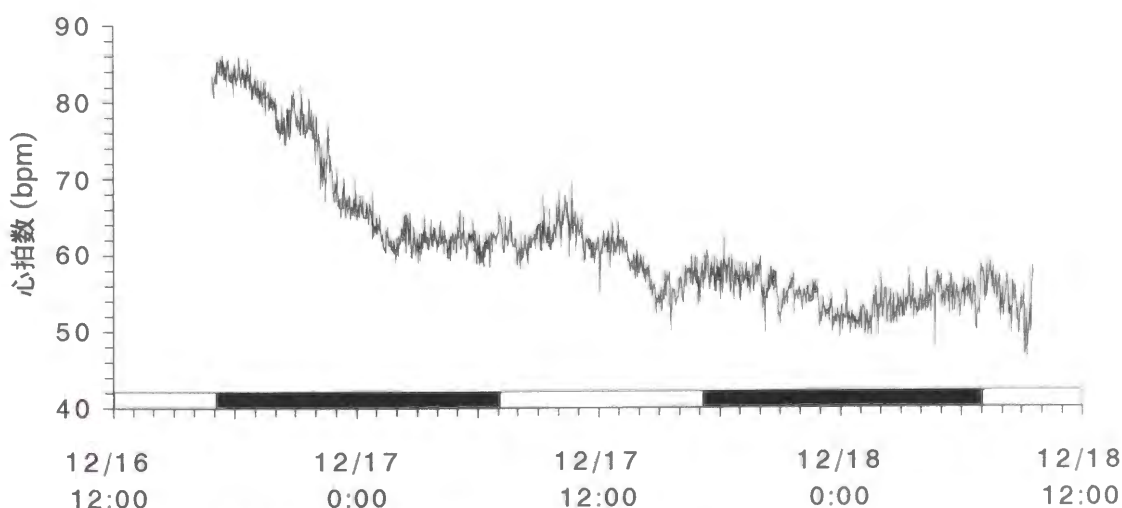


Fig. 9 測定開始後約 42 時間の心拍数変動。
体重は 1.26kg, 水温は $16.1 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.) .
x 軸上の白黒のバーはそれぞれ昼夜を表す。

2-3-4. 水温と酸素消費量・心拍数の関係

Fig. 10 に体重 0.47 ～ 1.60kg の 4 個体(個体 ID: 2B ～ E)について水温(T , $^{\circ}\text{C}$)と酸素消費量(OC , $\text{mg}/\text{min kg}^{0.8}$)の関係を示す．水温の上昇に伴い酸素消費量は指数関数的に増加した．一般に魚類では水温と酸素消費量との関係を示す曲線は水温の上昇と共に次第に傾斜が大きくなり，指数関数に似た曲線になることが知られている．Brett (1964)を参考にして，経験的に魚類の酸素消費量と水温の関係をよく表すとされている指数関数で回帰したところ，高い相関が得られた(式 1)．

$$\text{OC} = 0.25 + 0.20 \times 1.11^T, \quad R = 0.92 \quad (1)$$

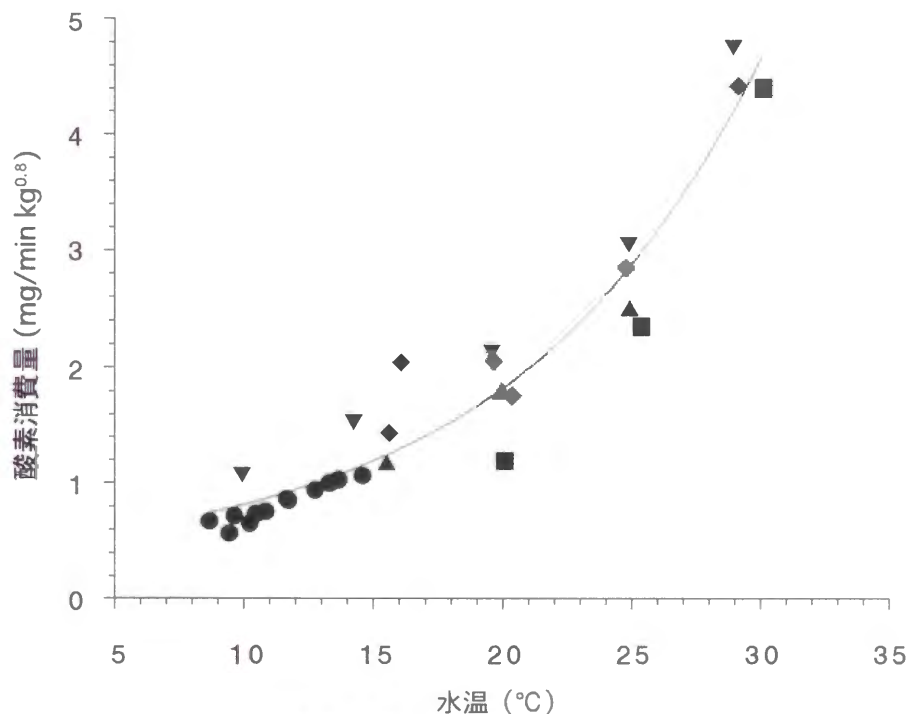


Fig. 10 水温と酸素消費量の関係.
体重 (kg) は, ▼ : 0.47, ■ : 0.60, ◆ : 0.62, ▲ : 1.60, ● : 1.80.

水温の上昇に伴い酸素消費量が指数関数的に増加したことは，生理的な反応速度の温度に対する依存性が変化することを意味する．そこで，水温 (T , $^{\circ}\text{C}$)における酸素消費量の温度係数(Q_{10T})を以下の式で 1°C 刻みで算出し，Fig. 11 に示す．

$$Q_{10T} = (\text{OC}_{T+1} / \text{OC}_T)^{10}$$

ここで， OC_T , OC_{T+1} はそれぞれ，水温 T , $T+1^{\circ}\text{C}$ における酸素消費量である．

水温の上昇に伴い Q_{10T} は増加し，水温 $5 \sim 35^{\circ}\text{C}$ の範囲では，約 $1.7 \sim 2.5$ の範囲で変化した．

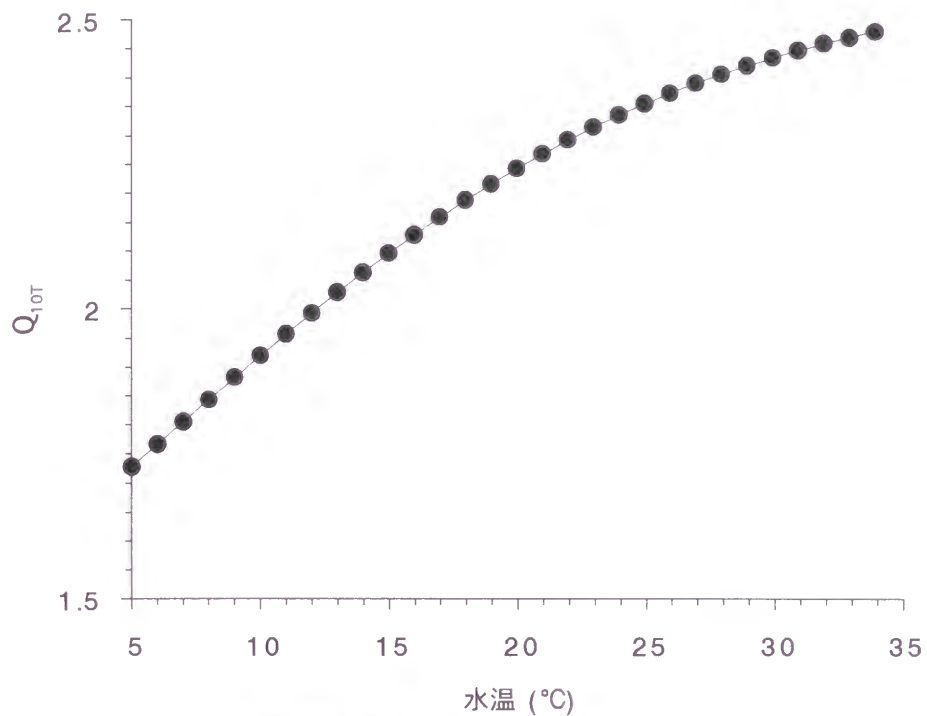


Fig. 11 水温と酸素消費量の温度係数との関係.

Fig. 12 に体重 1.20 ～ 1.80kg の 3 個体(個体 ID: 2F ～ H)について水温(T , °C)と心拍数(HR, bpm)の関係を示す. 水温の上昇に伴って心拍数は増加したが, 酸素消費量の場合と異なり, 増加の傾向は直線的であった. そこで, 以下の式で直線回帰したところ, 高い相関が得られた(式 2).

$$\text{HR} = -13.2 + 4.4 T, \quad R = 0.96 \quad (2)$$

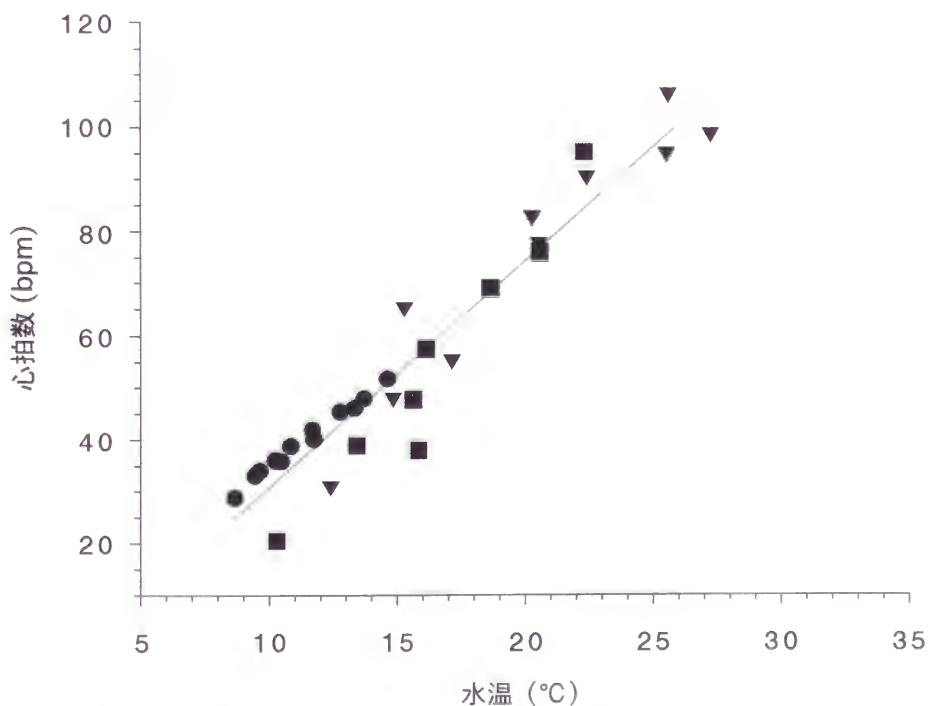


Fig. 12 水温と心拍数の関係.
体重 (kg) は, ■ : 1.20, ▼ : 1.60, ● : 1.80.

水温の上昇に伴い酸素消費量は指数関数的に、心拍数は直線的に増加した。この増加の傾向の違いは、水温により心臓の1回の拍動で体内に輸送される酸素量に変化することを意味する。酸素消費量を心拍数で割った値が、1回の拍動に伴う酸素輸送量である。水温 ($T, ^\circ\text{C}$) における輸送量 ($OP_T, \text{mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$) を以下の式で算出し、Fig. 13 に示す。

$$OP_T = OC_T / HR_T$$

ここで、 OC_T, HR_T はそれぞれ、水温 $T^\circ\text{C}$ における酸素消費量、心拍数である。輸送量は水温 15°C 付近で約 $0.02 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ の極小値をとる。 15°C 以下では水温が低くなるにつれて急激に拍出量は増加し、 5°C では約 $0.07 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ に達する。 15°C 以上では水温が高くなるにつれてゆるやかに増加し、 35°C では約 $0.06 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ まで増加する。

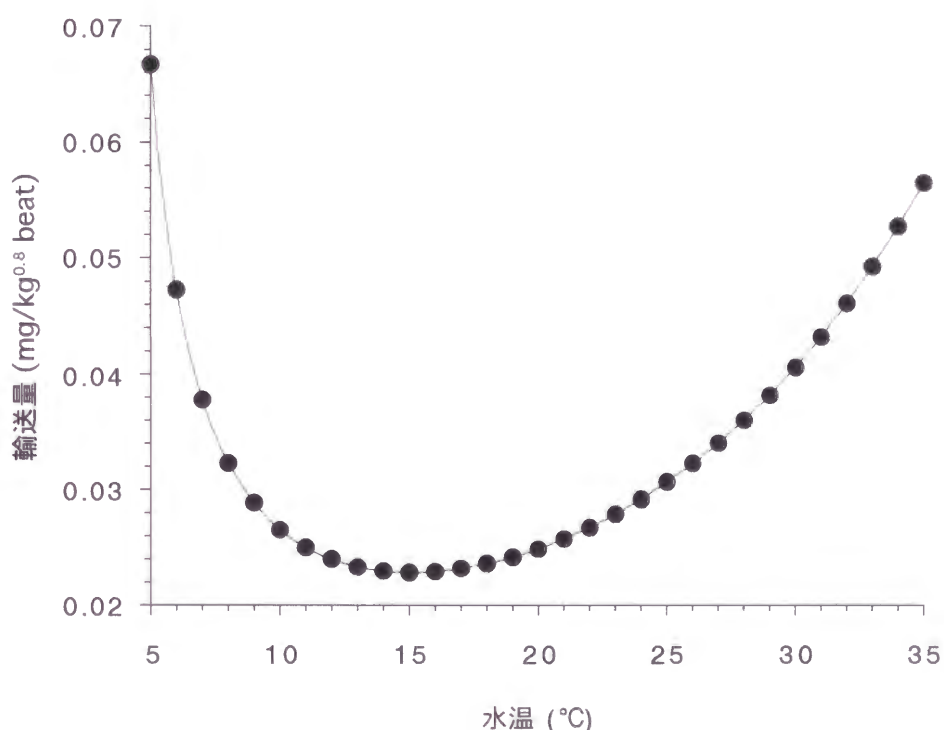


Fig.13 水温と1回の拍動に伴う酸素輸送量との関係。

2-3-5. 塩分と酸素消費量の関係

Fig. 14 に体重 1.05kg の個体(個体ID: 2I)について塩分と酸素消費量の関係を示す。測定期間中の水温は、 $19.8 \pm 0.4^\circ\text{C}$ (mean \pm S.D.) でほぼ一定であった。塩分の増加に伴い、わずかに酸素消費量が減少する傾向が見られるが、水温と比較して影響は小さく、約 $2 \text{ mg/min kg}^{0.8}$ で一定であった。

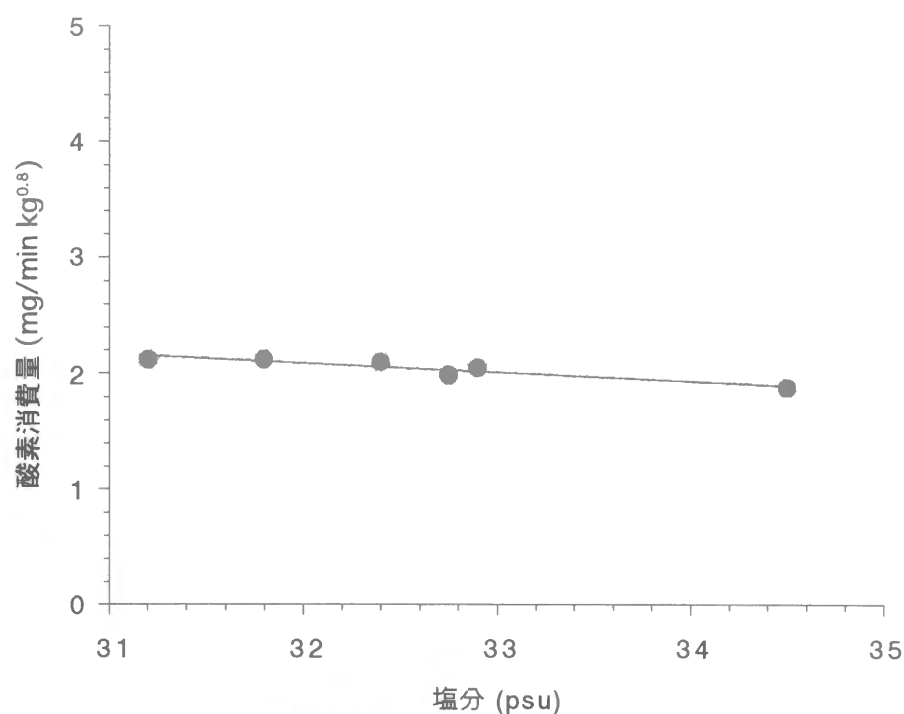


Fig. 14 塩分と酸素消費量の関係.
体重は1.05kg, 水温は $19.8 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.).

2-3-6. 水圧と心拍数の関係

各測定 of 平均水温, 水深, 心拍数を Table 2 に示す. 測定終了時に行った CTD 観測による水温, 塩分の鉛直分布を Fig. 15 に示す. 周辺海域は弱い成層構造を示しており, 表層から底層にかけて水温は約 19.5°C から 15.5°C まで低下している. このため, 各測定中の水温は $15.5 \sim 17.2^{\circ}\text{C}$ の範囲で変化した. Fig. 16 に各測定 of 水深と心拍数の関係を示す. 測定 1 から 4 にかけて心拍数は徐々に低下しているが, この変化の要因には 2-3-4 で明らかにした, 水温が心拍数に及ぼす影響も含まれている. 式 2 より, マダイの心拍数は水温 1°C の上昇に対して 4.4bpm 増加することから, 以下の式で各測定水温 $T^{\circ}\text{C}$ における心拍数(HR_T , bpm)を一定の水温 20°C における心拍数(HR_{20} , bpm)に換算し, Fig. 16 に示す.

$$\text{HR}_{20} = \text{HR}_T + 4.4 (20 - T)$$

水温 20°C に換算した心拍数は各測定でほぼ一様の, 90bpm 前後の値をとった (Table 2).

Table 2 各測定 of 平均水深, 水温, 塩分, 心拍数

| 測定 | 水深 (m) | 水温 ($^{\circ}\text{C}$) | 塩分 (psu) | HR_T (bpm) | HR_{20} (bpm) |
|----|--------|---------------------------|----------|---------------------|------------------------|
| 1 | 7.6 | 17.2 | 34.3 | 76.4 | 86.9 |
| 2 | 28.6 | 16.6 | 34.4 | 72.5 | 87.5 |
| 3 | 55.1 | 16.3 | 34.4 | 69.8 | 86.1 |
| 4 | 73.7 | 15.5 | 34.4 | 62.3 | 82.1 |

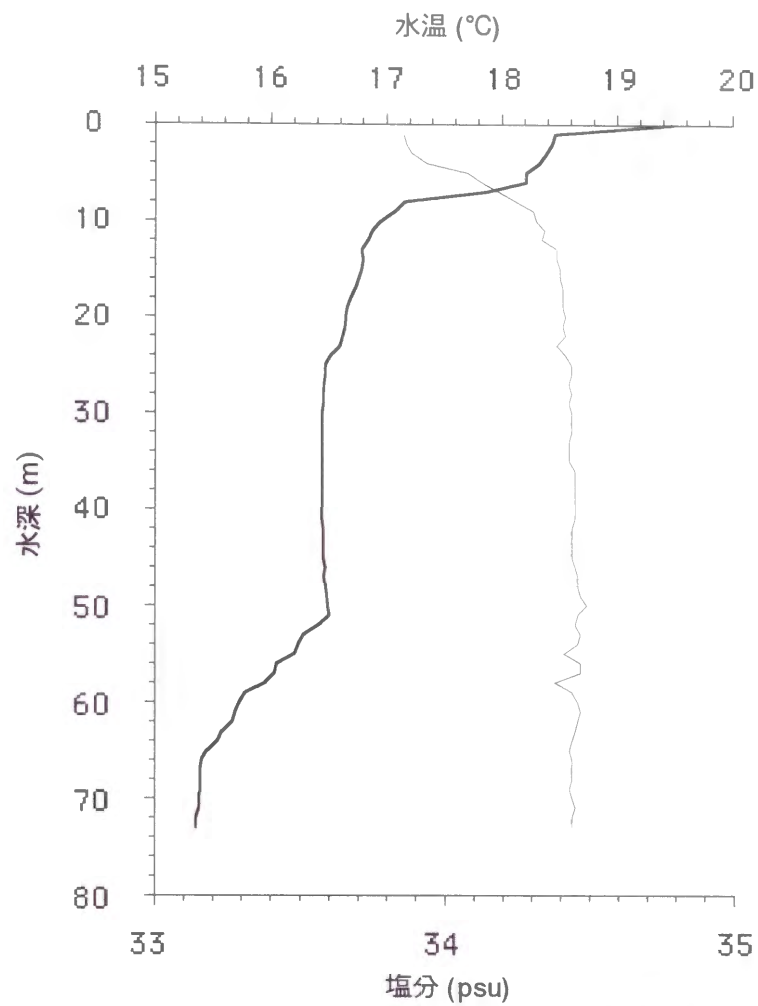


Fig. 15 CTD 観測による水温および塩分の鉛直分布.
太線が水温を，細線が塩分を表す.

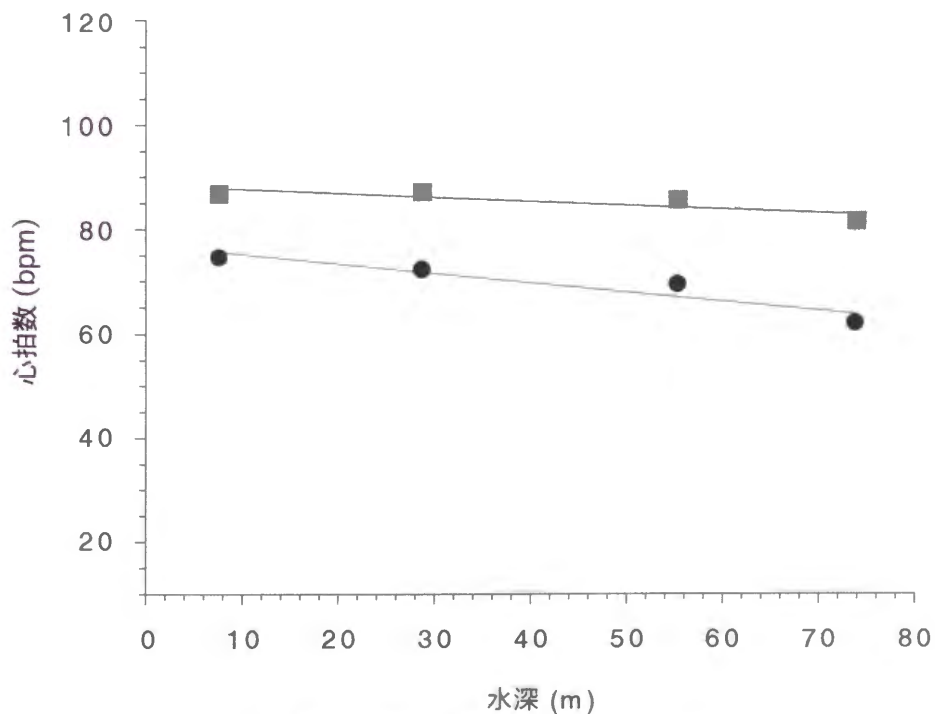


Fig. 16 測定水深と心拍数との関係.
●は測定水温における心拍数，■は水温 20°C に換算した心拍数を示す.

2-4. 考察

室内実験で酸素消費量を36時間にわたって連続的に測定した結果、測定開始から約20時間で比較的安定した値を示した(Fig. 7). 心拍数ピンガーを用いて心拍数を約42時間にわたって連続的に測定した結果、測定開始から約20時間は心拍数が徐々に減少していく様子が見られた(Fig. 9). 酸素消費量, 心拍数共に測定開始後に高い値を示した期間は, 水槽に収容する際のハンドリングや電極および発信器の装着によるダメージとストレスからの回復, 水槽あるいは生け簀といった新しい環境へ適応に要した期間と考えられる. これまで, ハンドリングが個体に及ぼすダメージやダメージからの回復の判断については, 目視観察によるものが多かったが, 個体の生理的反応の側面から定量的に判断することが可能である.

生物1個体あたりの酸素消費量は体重に比例せず, 哺乳類や鳥類では体重の0.75乗, 魚類では0.85乗前後に比例することが多いことは既によく知られている(板沢, 1991). 本実験でも, マダイ1個体あたりの酸素消費量は体重の0.8乗に比例することが確認された(Fig. 6). これは, 板沢ら(1974)がマダイについて行った実験で求めた0.794乗と比べても差がない.

水温の上昇に伴いマダイの酸素消費量は指数関数的に上昇した(Fig. 10). これは Brett (1964)がベニザケについて行った実験の標準時の代謝量と水温との関係と一致した. 一般に変温動物である魚類の体温は水温変化を反映する. 魚体と環境間の熱交換は急速に起こり, 体重1.5kgの魚では10分間で約95%の交換が完了する (Crawshaw, 1976). 今回, 酸素消費量の測定は1°C/hourの速度でゆっくりと水温を変化させ, その後水温を一定に保って行った. そのため, 飼育水と魚体間の熱交換は既に完了しており, 測定時の水温と供試魚の体温はほぼ等しかったと思われる. 代謝過程は酵素によって司られているために, 温度によって代謝速度は変化する. こうした過程を経て, マダイの体温上昇に伴い酸素消費量が指数関数的に増加したと考えられる. Moffitt and Crawshaw (1983) もコイについて行った実験で, 2~6°Cの環境水温の変化は10~15分で酸素消費量と心拍数に変化を与えるという結果を得ている.

水温の上昇に伴い酸素消費量は増加したが, 水温変化に対する反応速度の依存性は水温により異なった(Fig. 11). 一般に生体の化学反応では Q_{10} は2~3の値をとることが知られており, 魚類の酸素消費量では2~2.5の値が多く報告されている(川元, 1966; 尾崎, 1970). これまでに各魚種の適水温について, 個体密度の高い海域の水温という観点

から漁場水温の資料や、個体の最適成長速度を達成する水温という観点から飼育実験などによって報告されており、マダイの適水温の下限は10～15℃、上限は20～30℃である(板沢, 1991). マダイの酸素消費量の Q_{10} が、一般に生体反応の下限であるとされている $Q_{10}=2$ を示すときの水温は約12℃であり、生理的反応速度という観点からはこの水温がマダイの適水温の下限であることが示唆される.

心拍数もまた、水温と高い相関を示した(Fig. 12). 水温の上昇に伴い増加した組織の酸素要求量を補うために、酸素を輸送する心臓の機能が強まった結果と考えられる. しかし、心拍数の増加の傾向は酸素消費量のそれと異なり直線的であった. そのため、1回の心臓の拍動によって体内に送られる酸素の輸送量は水温により変化した(Fig. 13). 輸送量が低ければ、おそらく心筋を大きく動かす必要がなくなると考えられ、エネルギー収支や心筋の疲労、寿命の点からも、生体にとって有利であると考えられる. 先に述べた生理的反応速度という観点からは、輸送量が極小値を示した水温15℃がマダイの最適水温であり、適水温の下限が12℃であるのなら、上限は水温12℃の輸送量と同等の値を示す約20℃といえるのかもしれない. Stevens & Randall (1967) は遊泳時のニジマスでは、組織への酸素の輸送の変化の多くは拍出量の変化によるもので、心拍数の変化はわずかだという結果を得ており、心拍数が代謝量の指標としては不適當であると指摘している. しかし、今回マダイについての実験で、標準時の酸素消費量および心拍数と水温との間にはそれぞれ高い相関があることが確認され、水温による輸送量の変化も定量的に捉えることが出来た. 少なくともマダイについては、水温変化が標準時の代謝量に与える影響を評価するには心拍数が代謝量の指標として有益であると考えられる.

生物を高温環境に慣らすと致死上限水温は高まり、低温環境に慣らせば致死上限水温は低下する(Fry, 1971). また、心拍数ヒステリシスのように、生物にとって環境温度が加温時か冷却時かの違いで、生理的反応速度に違いが生じることが知られている(Smith et al., 1981). 今回の測定では、測定を行った時期の違いによる自然水温の違いや、加温時、冷却時の違いは考慮に入れていない. 今後、より精度の高い見積もりを必要とする場合には、こうした生理的反応の補償的变化も考慮に入れた測定が求められる. しかし今回、水温と酸素消費量および心拍数との間にはある程度高い相関が得られたため、今後の解析に本章で求めた回帰式を適応する.

塩分と酸素消費量との間にはわずかに負の相関が見られたが、水温と酸素消費量との関係に比べると影響は非常に小さい(Fig. 14). 同様に、水圧と心拍数との間にもわずかに

負の相関が見られたが、水温と心拍数との関係に比べると影響は非常に小さい(Fig. 16). 水温の変化と比較して、塩分や水圧の変化がマダイの代謝量に与える影響はほとんどないと考えられる. すなわち、個体の体重と周囲の水温の情報から、野外におけるマダイの標準時の代謝量を見積もることが可能である.

2-5. 本章のまとめ

水温に代表される物理環境の変化が、マダイの代謝量に及ぼす影響を明らかにし、野外における代謝量の見積もりを行う際の基礎的な知見を得た. 長時間にわたって酸素消費量と心拍数を自動測定できるシステムと、自由に遊泳するマダイの心拍数を遠隔測定できるピンガーを開発した.

酸素消費量(OC, mg/min kg^{0.8})と心拍数(HR, bpm)は水温(T, °C)と高い相関があり、それぞれ、

$$OC = 0.25 + 0.20 \times 1.11^T, \quad R = 0.92$$

$$HR = -13.2 + 4.4T, \quad R = 0.96$$

となった.

水温以外の環境要因である塩分および水圧がマダイの代謝量に与える影響は、水温が与える影響に比べて非常に小さかった. すなわち、個体の体重と周囲の水温の情報から、野外におけるマダイの標準時の代謝量を見積もることが可能である.

次章では、実際に野外でマダイの遊泳水深と周囲の水温を記録し、水温を指標として標準時の代謝量を見積もった実験について報告する.

3. 水温・水深ロガーを用いた野外実験

3-1. はじめに

データロガーを用いたバイオテレメトリー調査の概要は以下の通りである。測定間隔等の設定および起動を済ませたデータロガーを個体に装着し放流する。測定終了後、個体を再捕しデータロガーを回収する。インターフェイスを介してデータロガーとパーソナルコンピューターとを接続し、データロガー内部のメモリに記録された情報をパーソナルコンピューターに取り込み、解析を行う。

情報はデータロガーの内部メモリに記録されるため、放流後から再捕前までは労力を要さない。そのため長期間にわたる行動記録を得るのに適するが、記録を入手するにはデータロガーの回収、すなわち放流個体の再捕が必要となる。サケのように産卵のために特定の河川に遡上する魚種では再捕は比較的容易であるが、回遊経路等に不明な点が多く残されている魚種では再捕は困難で、偶然に頼るところが大きい。しかし、ひとたびデータロガーが回収できれば、大量の情報を得て新たな知見をもたらすと期待できる。

本章では、長期間の測定に適したデータロガーを用いて、およそ半年間にわたってマダイの遊泳水深と周囲の水温を測定することに成功した事例を報告する。得られた記録から、水温の季節変動に対する個体の行動を解析し、野外における標準時の代謝量の見積もりを行った。測定は冬季から春季にかけて若狭湾で行った。これまでの調査研究で、若狭湾のマダイ成魚は越冬のために徐々に沖合に移動し、産卵のために再び接岸してくると考えられている期間にあたる。

3-2. 材料と方法

1997年から1998年にかけて、京都府舞鶴市野原の定置網で捕獲された尾叉長42.0～59.0cm、体重1.50～3.30kgの天然マダイ8尾(個体ID: 3A～H)を用いて実験を行った。供試個体の概要をTable 1に示す。

供試個体は入手後、放流までの1～3日間1tポリカーボネイト水槽で自然水温で静置した。放流前日に、2-2-2に示した超音波発信器本体の装着と同様の方法で、マダイの背鰭前部に水温・水深データロガー(Vemco MINILOG-TDX)を装着した。データロガーの外形は、長さ68mm、直径16mm、空中重量23g、水中重量10gで、水温および水深センサーとフラッシュメモリーを内蔵する。水温、水深共に8128データずつ記録でき、測定間隔

は1秒～6時間まで1秒間隔で任意に設定できる．データロガーの装着後，マダイを1tポリカーボネイト水槽で回復させ，遊泳行動に異常のないことを確認した後に実験に用いた．

放流地点である京都府舞鶴市毛島南，水深56m付近($35^{\circ} 37.4\text{N}$, $135^{\circ} 25.2\text{E}$)まで，京

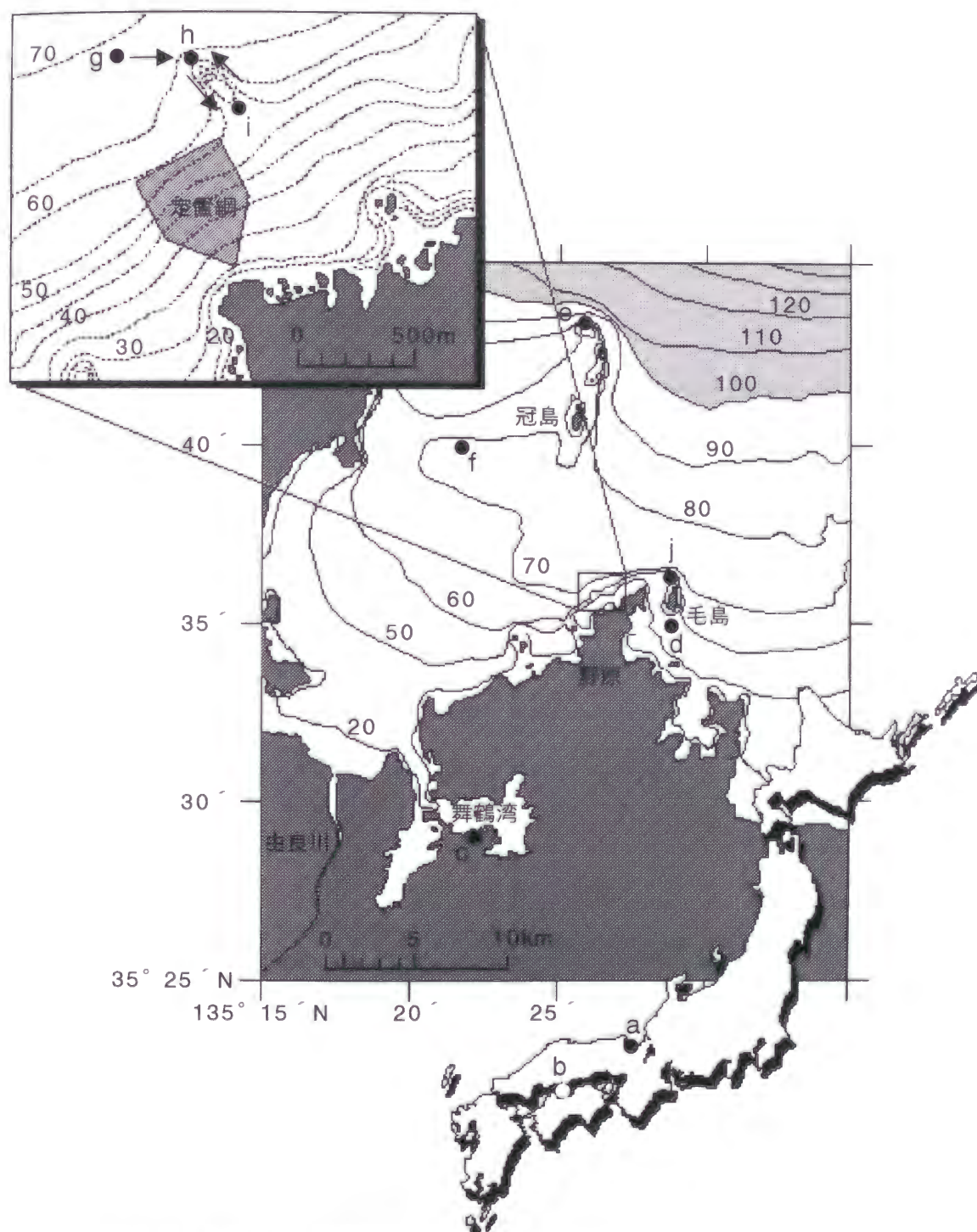


Fig. 17 調査海域地図および等深線図．

a: 舞鶴，b: 伯方島・百島，c: 京都大学大学院農学研究科附属水産実験所，d: 個体 ID 3A～H 放流地点，
e: 個体 ID 3A 再捕地点，f: 京都大学大学院農学研究科附属水産実験所による CTD 観測点，
g: 個体 ID 4A 放流地点，h: 天然礁 A，i: 天然礁 B，j: 京都府立海洋センターによる水温測点．

都大学大学院農学研究科附属水産実験所の調査船「緑洋丸」(18t)で向かい、船舷から50lコンテナに入れたマダイを海面まで降ろし静かに放流した。放流地点および周辺海域の地図と海底地形図を Fig. 17 に示す。

漁業者による再捕の連絡を待ってデータロガーを回収し、インターフェイス(Vemco, MINILOG Interface)を介してパーソナルコンピューター(TOSHIBA, Dynabook SS475)と接続し、内部のデータを読み出した。

さらに、京都大学大学院農学研究科附属水産実験所が若狭湾内($35^{\circ} 39.8 \sim 40.3^{\circ} \text{N}$, $135^{\circ} 20.9 \sim 21.2^{\circ} \text{E}$)で実施したCTD観測の記録を利用して、水温の鉛直構造の季節変化とマダイの遊泳行動の変化との関係について検討した。CTD観測点を Fig. 17 に示す。

3-3. 結果

1997年12月1日に放流した、尾叉長43.0cm、体重1.50kgの個体(個体ID: 3C)が、1998年5月5日に再捕され、データロガーを回収することができた。再捕地点は若狭湾内の冠島北の天然礁「大グリ」周辺($35^{\circ} 37.4\text{N}$, $135^{\circ} 25.2\text{E}$)で、漁業者による一本釣りによる再捕であった。再捕地点を Fig. 17 に示す。残念ながら再捕個体は市場に出てしまったために魚体は入手できず、再捕時の個体の概要は不明である。

データロガーから記録を読み出した結果、放流から再捕までの約150日間にわたって、水温および水深の記録を30分間隔で得ることが出来た。測定期間全体の水温および水深の記録を Fig. 18 に、月別に拡大したものを Fig. 19 に示す。

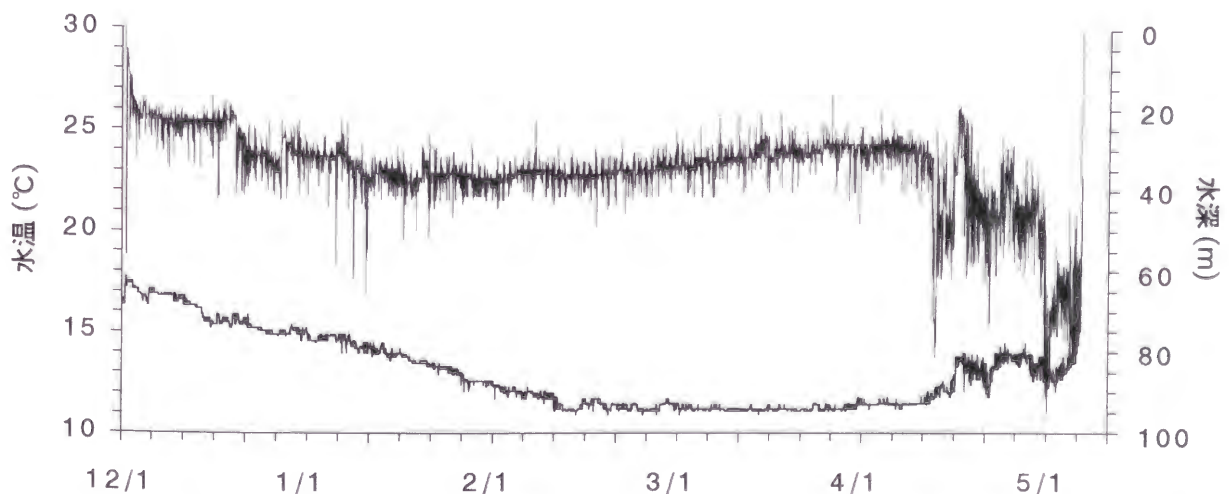


Fig. 18 水温・水深データロガーで記録した測定期間全体のマダイの遊泳水深と周囲の水温。細線が水深、太線が水温を表す。

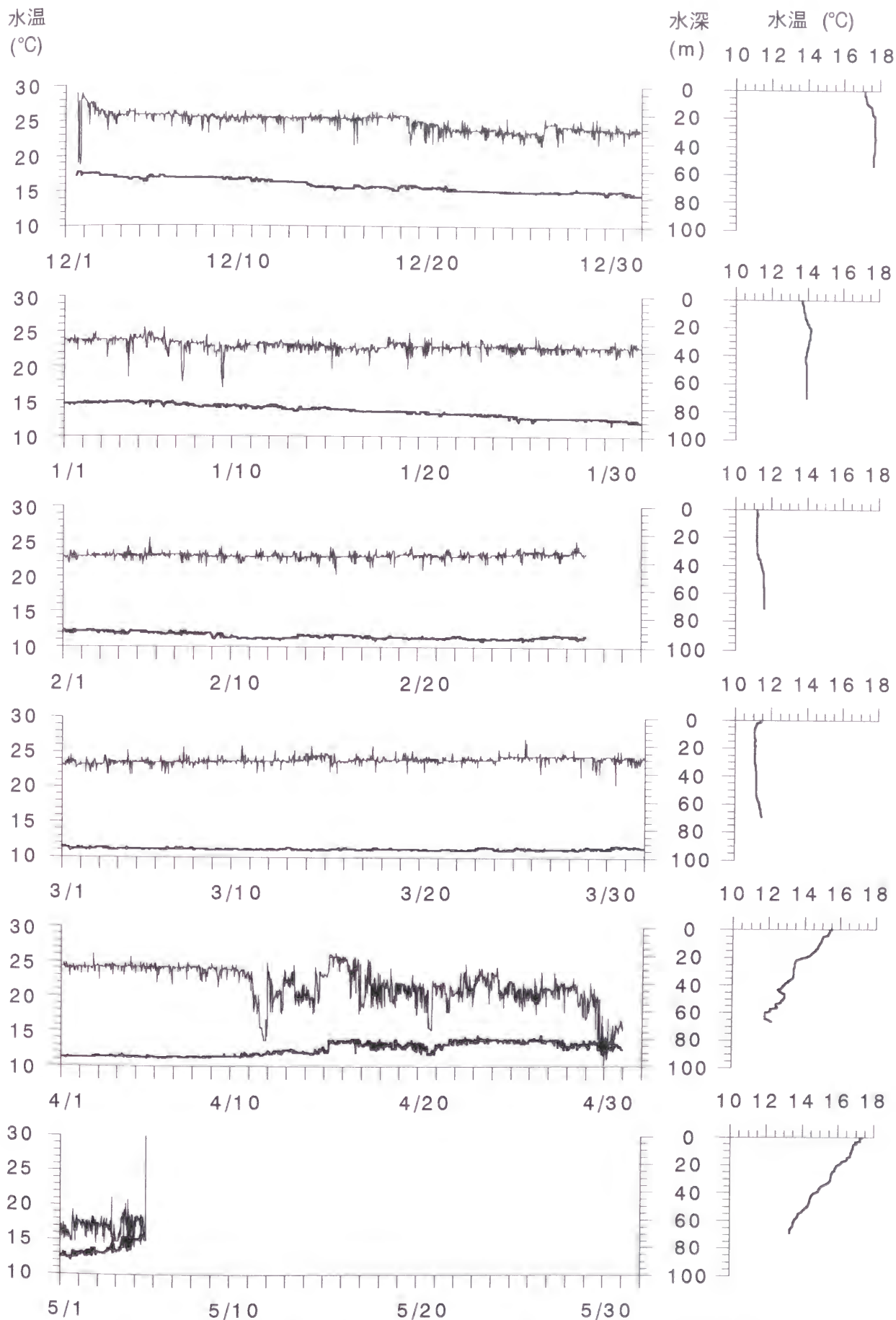


Fig. 19 月別のマダイの遊泳水深と周囲の水温およびCTD観測による水温の鉛直構造。細線は水深を，太線は水温を示す。

3-3-1. 経験水温

12月1日の放流時のマダイの周囲の水温は約17℃であった。その後水温は徐々に低下し、1月に入ると約15℃、2月に入ると約13.5℃まで低下した。2月中旬に約11℃に達した後、水温は約11～12℃の範囲でほぼ一定の値をとった。この水温がほぼ一定の期間は4月上旬まで続いた。4月10日から水温は上昇し始め、12℃以上に達した。4月15日に約14℃まで上昇した後、約12～14℃の範囲で変動を続け、5月4日には約15℃まで上昇した。以上の結果をふまえて、測定期間を12月1日の放流から2月15日までの水温下降期、2月16日から4月9日までの水温一定期、4月10日から5月5日の再捕までの水温上昇期の3期間に大別し、今後の解析は各期間毎に行った。各期間の水温の概要を Table 3 に示す。

Table 3 3 期間の水温および水深の記録と水温から見積もった酸素消費量の概要

| 期間 | 水深 (m) | | 水温 (°C) | | 酸素消費量 (mg/ min kg ^{0.8}) | |
|-------|--------|------|---------|------|------------------------------------|------|
| | 平均 | 標準偏差 | 平均 | 標準偏差 | 平均 | 標準偏差 |
| 水温下降期 | 31.4 | 7.2 | 14.4 | 1.6 | 1.2 | 0.15 |
| 水温一定期 | 32.1 | 3.4 | 11.3 | 0.2 | 0.9 | 0.01 |
| 水温上昇期 | 50.0 | 14.8 | 13.2 | 0.8 | 1.0 | 0.07 |

3-3-2. 鉛直移動

放流直後、マダイは海面から一気に水深55m付近まで潜行し、続いて水深約10mまで浮上した。その後、再び水深55m付近まで潜行し、水深10mまで浮上した。その後は、昼間に5～20mの範囲で水深を変化させながら徐々に潜行し、12月3日の0:00には水深25m付近に達した。その後12月19日までは、特に昼間に5～20mの変動幅で水深に変化がみられるが、概ね水深20～40mに留まった。12月19日の日中に水深約40mまで潜行した。その後4月10日までは、特に昼間に5～25mの変動幅で水深に変化がみられるが、概ね水深30～40mに留まった。しかし2月中旬から3月末にかけて、平均水深は緩やかに浅くなっている。4月11日には水深にもっとも目立った変化が見られた。4月11日を含む3日間の水温と水深の記録を Fig. 20 に示す。4月10日の17:00頃から水温が上昇し始めると、マダイは4月11日の早朝から深夜にかけて水深80mまで潜行し、再び水深30mまで浮上した。その後は昼夜に関係なく10～40mの大きな変動幅で水深に変化がみられ、水深20～80m層を遊泳した。4月29日の夜間には、激しく水深を変化させながら、水深100mにまで達した。5月5日の再捕までは、水深をこぎざみに変動させながら徐々に浮

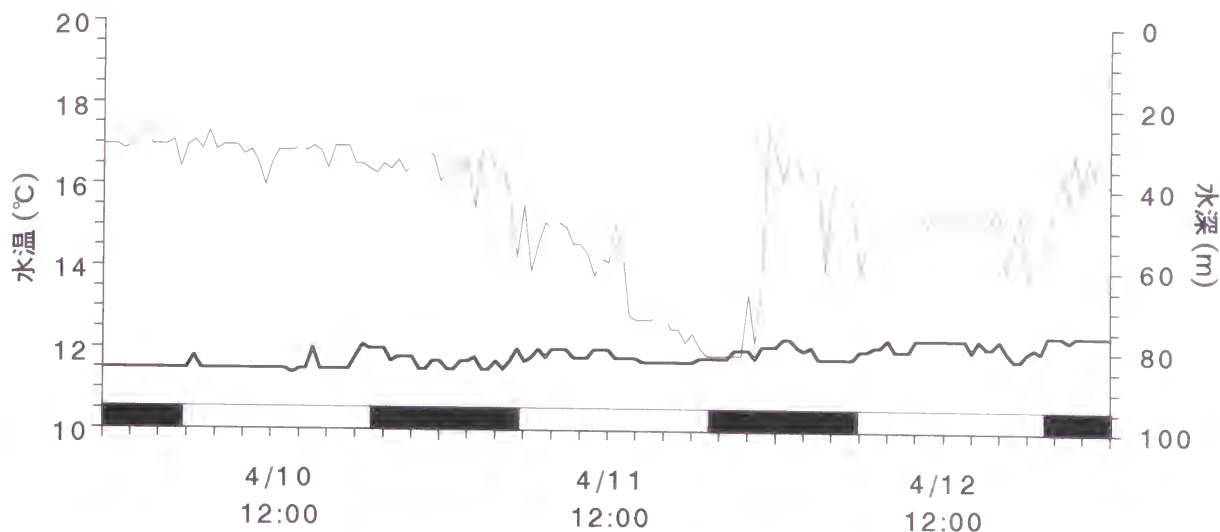


Fig. 20 4月10日～4月12日のマダイの遊泳水深と周囲の水温。
細線は水深を，太線は水温を表す。
x軸上の白黒のバーはそれぞれ昼夜を表す。

上し，5月5日の13:30から14:00の間に水深72m付近で釣り針に掛かったものと思われる。

水温の変動傾向から大別した3期間について水深の概要をTable 3に示す。水温上昇期の水深の標準偏差は，水温下降期および一定期に比べて，2倍以上の大きな値を示す。さらに3期間について，同時刻の水深記録の前後差の平均，すなわち30分間の見かけ上の平均鉛直移動距離をFig. 21に示す。水温下降期は，夜間の鉛直移動距離は約1mと小さ

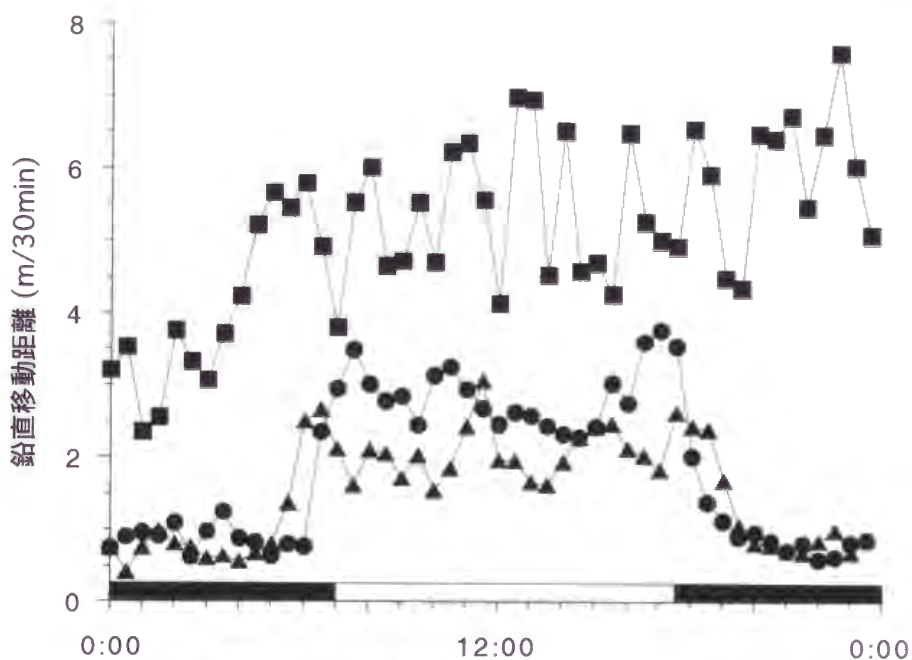


Fig. 21 3期間の鉛直移動距離・
●: 水温下降期，▲: 水温一定期，■: 水温上昇期。
x軸上の白黒のバーはそれぞれ昼夜を示す。

いが、日の出と日没前後に3m以上の値を示すピークが現れ、昼間は3m前後の値を保った。水温一定期も水温下降期と同様に、鉛直移動距離は夜間に小さく昼間に大きい傾向が見られるが、昼間の鉛直移動距離は2m前後と水温下降期に比べると小さい。水温上昇期の鉛直移動距離は、それまでの水温下降期および一定期とは異なる傾向をみせる。0:00から3:00までは鉛直移動距離は2m以下と少ないものの、3:00以降は連続して5m前後の大きな値を示した。

3-3-3. 周辺海域の水温の鉛直分布

京都大学大学院農学研究科附属水産実験所が若狭湾内で実施したCTD観測の結果をFig. 19に示す。放流日の放流地点の表層の水温は約17°Cで、水深20m以深は約17.5°Cで一定であった。その後は混合状態を保ったまま水温は低下し、1月は14°C前後、2、3月は11°C前後で表層から底層までほぼ一様であった。4月には成層構造が見られ、水温は表層で約15.5°C、底層で約12°Cであった。5月にはさらに成層が進行し、水温は表層で約17.5°C、底層で約13°Cまで上昇した。

3-3-4. 標準時の代謝量の見積もり

1-1-1で求めた水温と酸素消費量との関係式(1)を用いて、水温の測定記録からマダイの標準時の酸素消費量を見積もった。酸素消費量は、約0.9～1.5 mg/min kg^{0.8}の範囲で水温の変動と類似した変動を示した(Fig. 22)。3期間の酸素消費量の概要をTable 3に示す。

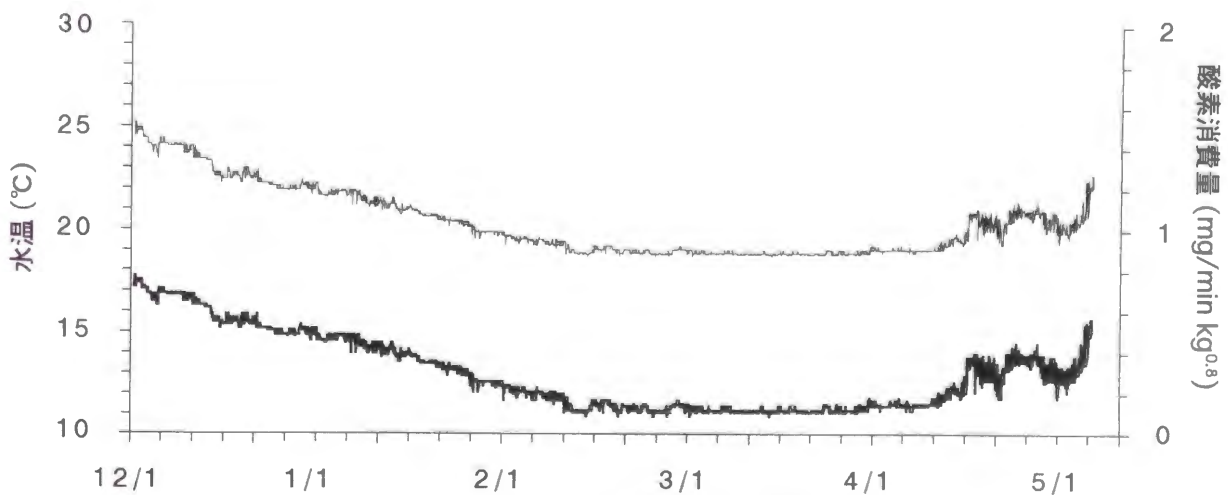


Fig. 22 マダイの周囲の水温から見積もった酸素消費量の変動。
細線が酸素消費量、太線が水温を表す。

3-4. 考察

放流した8個体のうち1尾が再捕された。再捕地点が放流地点から直線距離で15km以上離れていたこと、再捕方法が漁業者による一本釣りであったことから、今回のデータロガーの装着は個体の遊泳や摂餌を妨げるものではなかったと思われる。

3-4-1. 遊泳行動

30分間隔で得た水深の記録から、放流直後にマダイは一気に水深55m付近まで潜行し、水深10mまで浮上する行動を少なくとも2回繰り返していることがうかがえる。魚群探知機による測深結果から放流地点の水深は約55mであり、マダイは放流後の潜行で海底まで達していたと考えられる。柿元ら(1990)はヒラメについて行った調査で海面に放流した個体が、放流と同時に直線的に海底に達したことを報告している。そしてこの行動が、個体が自分の位置を把握するために行った行動であると推察している。マダイについても海底への潜行を繰り返し、海底の地形を確認することでオリエンテーションを行った可能性も考えられるが、単にハンドリングに伴うストレスからの逃避行動とも解釈することができる。

マダイの遊泳行動は水温上昇期に入って一変した。鉛直移動距離については、12月から4月上旬の水温下降期および一定期には最大で3~4mであったのに対し、水温上昇期には約8mに増加した。日周性についても、水温下降期および一定期には昼行性を示していたのに対し、水温上昇期には深夜を除いて常に大きな鉛直移動が見られた。マダイについて日周性は通年一定ではなく、季節と共に変化する可能性が示唆された。

これまで若狭湾のマダイは冬季に水深100m以上の沖合で越冬すると考えられていた。しかし、今回記録を得た個体は、12月から4月上旬にかけて水深20~60mの範囲にとどまり、100m以上の水深は記録されなかった。データロガーを用いた実験では個体の水平的な位置に関する情報は得られないが、底魚とされるマダイの習性をふまえて推察すると、冬季にマダイが水深100m以上の海域で中層に浮いていたとは考えにくく、水深60m前後の海域にとどまっていたのではないだろうか。放流地点周辺もまた、水深60m前後の海域である。4月11日にマダイの遊泳行動が活発になり、はじめて遊泳水深は80m以上を記録する。再捕地点周辺の海底地形をふまえて推察すると、マダイは冬季に放流地点周辺にとどまり、春季に北方に移動を開始して再捕地点周辺に到達した可能性は否定できない。さらに、この行動と生息水域の変化は、産卵あるいは産卵前の摂餌に伴う回

遊のあらわれと解釈できる。

CTD観測による周辺海域の水温の鉛直分布を見ると、3月から4月にかけて成層構造が発達し、マダイの遊泳層の水温は徐々に上昇していったことがうかがえる(Fig. 19)。春季にマダイの遊泳行動に急激な変化が見られた臨界水温は約12°Cであった(Fig. 20)。この値は、第2章で述べた生理的反応速度の観点から示唆されたマダイの適水温の下限と一致する。季節変動によるマダイの周囲の水温上昇、マダイの体温上昇、マダイの生理的反応速度の上昇といった一連の過程を経て、マダイの遊泳行動に変化が現れたと考えられる。すなわち、水温の上昇がマダイの遊泳行動を切り替えるトリガーになっていることが示唆された。

水温一定期と定義した2月16日から4月9日までのマダイの周囲の水温は、 11.3 ± 0.2 °C (mean \pm S.D.)と非常に狭い範囲で一定の値を示した。水温一定期に平均遊泳水深が緩やかに上昇したのは、周囲の水温が致死下限に近づいたため、これを避けて適水温の下限よりわずかに低い水温域に移動した行動のあらわれなのかもしれない。

3-4-2. 標準時の代謝量の見積もり

第2章で求めた回帰式(1)を用いて、水温の記録からマダイの標準時の酸素消費量を見積もった結果、約0.9～1.5 mg/min kg^{0.8}の範囲であった(Fig. 22)。個体の総代謝量は標準時の代謝量と活動に伴う代謝量との和で表される(Lucas et al., 1991)。鉛直移動距離の解析結果から、水温一定期のマダイの平均鉛直移動距離は30分間で3m以下であった(Fig. 21)。特に水温一定期には、活動に伴う代謝量は小さく、実際の総代謝量は標準時の代謝量と同程度であったと考えられる。

これまでの調査研究で、マダイは冬季に越冬状態に入り、摂餌を行わなくなると考えられている。水温一定期のマダイが摂餌を行わなかったと仮定して、標準時の代謝量によるエネルギー消費でどの程度の体重減少があったかを推定した。水温一定期の平均水温は11.3°Cであり、第2章で求めた回帰式(1)より標準時の酸素消費量は0.9 mg/min kg^{0.8}である。2月16日から4月9日までの53日間に体重3.30kgの個体が消費した総酸素量は約200gで、690kcalのエネルギーに相当する。食品図鑑⁷²よりマダイの可食部のエネルギーは11.2kcal/kgであるから、マダイの体重減少は約0.6kg、体重の18%と見積もることが出来る。魚類では、秋季には越冬に備えて、春季には産卵に備えて活発に摂餌を行う

⁷²実用版オールカラー食品図鑑，女子栄養大学出版部 (1996)。

ことが漁業者の間では知られている．18%程度の体重減少が見込まれるのであれば，越冬前に十分に摂餌を行い，体脂肪を増加させておくことは必須であろう．

3-5. 本章のまとめ

長期間の測定に適したデータロガーを用いて，およそ半年間にわたってマダイの遊泳水深と周囲の水温を測定した．1997年12月1日に放流した個体が，1998年5月5日に再捕され，データロガーを回収することができた．データロガーから記録を読み出した結果，放流から再捕までの約150日間にわたって，水温および水深の記録を30分間隔で得た．

水温の記録から，測定期間は水温下降期，水温一定期，水温上昇期の3期間に大別された．第2章で求めた回帰式(1)を用いて，水温の記録からマダイの標準時の酸素消費量を見積もると約 $0.9 \sim 1.5 \text{ mg/min kg}^{0.8}$ となった．水温一定期には，活動に伴う代謝量は小さく，実際の総代謝量は標準時の代謝量と同程度であったと考えられる．一方，水温上昇期にマダイの周囲の水温が 12°C に達すると，遊泳行動は急激に活発になり，日周性にも変化がみられた．この水温は，第2章で述べた生理的反応速度の観点から示唆されたマダイの適水温の下限と一致し，水温上昇がマダイの遊泳行動を切り替えるトリガーになっていることが示された．

データロガーを用いた実験では，個体の水平的な位置に関する情報は得られない．そのため個体の水平移動については，推察せざるをえなかった．また測定間隔が30分であったため，それ以下の短い時間スケールの行動については捉えることが出来なかった．次章ではピンガーを用いて個体を追跡し，連続的な遊泳行動の測定と，標準時の代謝量の見積もりについて詳述する．

4. 水温・水深ピンガーを用いた野外実験

4-1. はじめに

測定値の搬送媒体に電波や超音波を利用した発信器は、データロガーと並んで一般に多く用いられるバイオテレメトリー測器である。電波発信機は装置自体は非常に小さくできる利点があるが、電波は水中では減衰率が大きく、長距離の情報搬送媒体とはなりえない。そのために、電波発信機は水深が浅く探索範囲の狭い湖沼や河川での調査に用いられ、開放的な海洋での調査では減衰の少ない超音波による発信器(ピンガー, Pinger)が用いられる。ピンガーを用いたバイオテレメトリー調査の概要は以下の通りである。起動を済ませたピンガーを個体に装着し、放流する。ピンガーのパルスを受信し、個体の移動方向を探索し追跡する(トラッキング)。GPSを用いて測位した調査船の位置を個体の位置とすることで、個体の水平移動を明らかにすることが可能となる。さらに、温度や圧力等のセンサーを内蔵したピンガーでは、測定値によってパルス間隔を変化させることで、情報を遠隔的に測定することが出来る。このようにピンガーを用いた調査では、個体の水平的な移動と個体に関する情報をリアルタイムで測定できる。その反面、常に信号の届く範囲に船を進ませて個体を追跡する必要があるため、長期間の測定には適していない。加えて探索範囲の広い海洋では、いったん個体を見失う、あるいは追跡を中断すると、個体を再発見することが非常に困難であった。そのため、実際の海洋で、長期間にわたって同一個体を追跡した例はほとんどない。

本章では、長期間にわたって広範囲の追跡に適したトラッキングシステムを開発して、およそ1ヶ月にわたって間欠的にマダイを追跡し、その移動経路に沿った遊泳水深と周囲の水温を測定し、解析した結果を報告する。得られた測定記録から個体の遊泳行動を解析し、野外における標準時の代謝量の見積もりを行った。測定は秋季に若狭湾で行った。これまでの調査研究で、若狭湾のマダイ成魚は大きな移動を行わず、湾内に滞在すると考えられている期間にあたる。

4-2. 材料と方法

1996年9月7日の早朝に、京都府舞鶴市野原の定置網で捕獲された体重2.20kgの天然マダイ(個体ID: 4A)を実験に用いた。供試個体の概要をTable 1に示す。実験に先立ち、

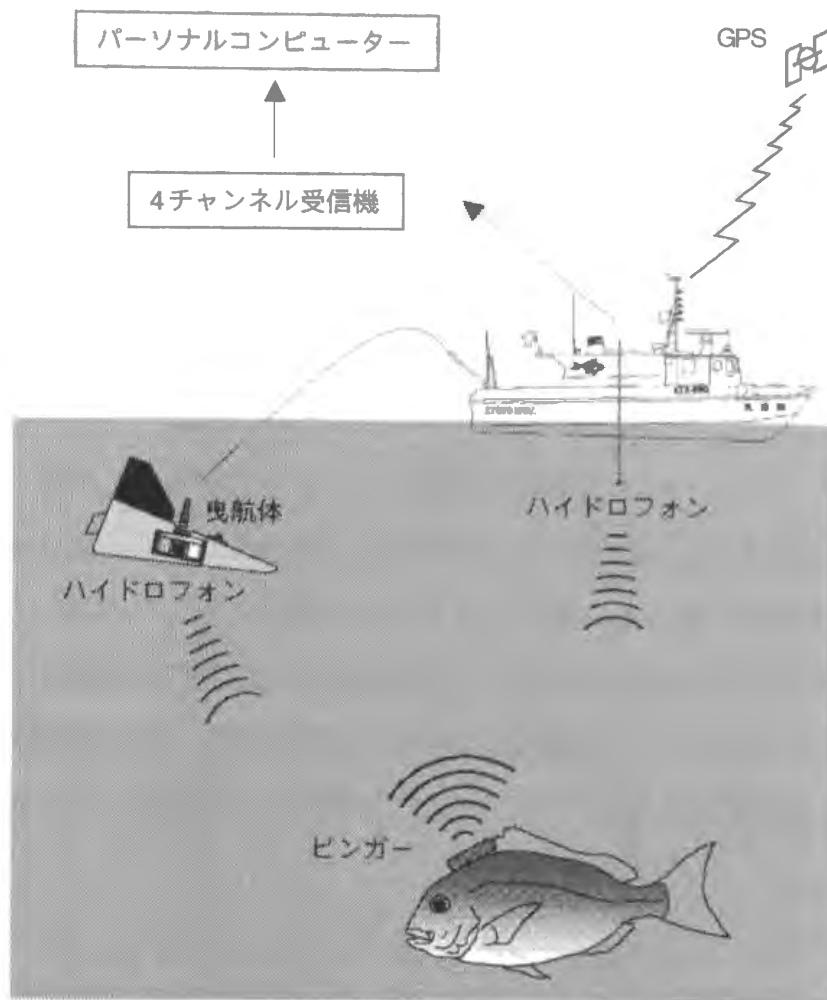


Fig. 23 トラッキングシステムの概要。
←はデータの流れを示す。

500l タンクで2日間静置し遊泳行動に異常がないことを確認した後、2-2-2に示した超音波発信器本体の装着と同様の方法で、マダイの背鰭前部に超音波発信器を装着した。発信器の装着後、500l タンク内で回復させ、再び遊泳行動に異常のないことを確認し、放流までさらに2日間静置した。

実験を行った海域の海底地形と定置網の位置を Fig. 17に示す。京都府舞鶴市野原の定置網沖、水深 68m 付近($35^{\circ} 35.9' N$, $135^{\circ} 25.7' E$)まで前述の調査船「緑洋丸」で向かった。船舷から 50l コンテナに入れたマダイを海面まで降ろし、静かに放流した。放流直後から個体の追跡(トラッキング)に移った。トラッキングシステムの概略は以下の通りである(Fig. 23)。ピンガー(Vemco, V16PT)は水温・水深センサーを備え、外形は長さ 80mm, 直径 16mm, 空中重量 20g, 電池寿命は約 30 日である。超音波パルスの周波数は 50kHz で、センサーによって測定された水温・水深の値に比例してパルス間隔が変化する。ハイドロフォン(Vemco, V41)は、指向性を持ったものを前後左右の方向に4つ備えて

いる。船舷に固定したポール，あるいは船尾から曳航する曳航体にハイドロフォンを取り付け，供試魚を追跡した。発信器からの信号はハイドロフォンを介して4チャンネル受信機(Vemco, VR28)で受信した。受信機はパーソナルコンピューター(TOSHIBA, Dynabook SS475)に接続され，モニター上に4つのハイドロフォンの受信強度と個体の方向が表示される。それと同時にパルス間隔から換算した供試魚の水深および水温と，GPS(Furuno GP-500 MARK-2)によって決定した船の位置も表示・記録される。供試魚の移動方向に船を進ませ，4チャンネルすべてのハイドロフォンで信号が受信された位置，すなわち最も供試魚に接近したと思われる位置をもって供試魚の位置とした。

追跡の間，供試魚の周辺で複数回CTD観測を行い，調査海域の水温および塩分の鉛直構造を調べた。同時にバンドン式採水器によるマダイの遊泳層の採水を行い，溶存酸素量を溶存酸素計(堀場製作所 OM-14)で測定した。さらに京都府立海洋センターが，舞鶴市田井馬立定置網舷灯(Fig. 17)に設置した水温計(離合社, RMT水温計)による測定記録を利用して，周辺海域の長期間の水温変動とマダイの遊泳行動との関係について検討した。

4-3. 結果

9月11日の放流直後から翌日9月12日の15:54まで，約27時間連続して追跡した。その後，9月17日は10:15～14:03，9月25日は10:47～13:55，10月3日は16:40～16:42，10月9日は16:40～21:50と，約1ヶ月間にわたって，ほぼ1週間に1回の頻度で5回，間欠的に追跡した(Table 4)。

Table 4 トラッキングによる測定概要

| 日時 | 位置 | 水温 (°C) | | | | 水深 (m) | | | |
|-------------------------|-----------|---------|------|------|------|--------|------|------|------|
| | | 最低 | 最高 | 平均 | 標準偏差 | 最低 | 最高 | 平均 | 標準偏差 |
| 9/11 12:57 - 9/12 15:54 | 天然礁 A - B | 18.5 | 23.0 | 20.9 | 0.6 | 28.8 | 73.2 | 45.3 | 6.2 |
| 9/17 10:12 - 14:03 | 天然礁 B | 18.5 | 20.7 | 19.4 | 0.5 | 44.2 | 52.0 | 47.9 | 1.3 |
| 9/25 10:47 - 16:42 | 天然礁 B | 19.1 | 21.1 | 20.1 | 0.3 | 42.1 | 65.8 | 48.2 | 2.9 |
| 10/3 15:40 - 16:42 | 天然礁 B | 18.5 | 19.6 | 19.1 | 0.2 | 43.2 | 53.4 | 47.4 | 1.4 |
| 10/9 16:40 - 21:50 | 天然礁 B - A | 18.9 | 23.0 | 21.6 | 0.5 | 45.4 | 72.8 | 53.5 | 3.5 |
| 全日 | - | 18.5 | 23.0 | 20.8 | 0.8 | 28.8 | 73.2 | 47.0 | 6.0 |
| 昼間 | - | 18.5 | 22.8 | 20.4 | 0.6 | 33.7 | 73.2 | 47.1 | 4.0 |
| 夜間 | - | 18.9 | 23.0 | 21.4 | 0.7 | 28.8 | 72.8 | 46.9 | 8.2 |

4-3-1. 水平移動

Fig. 17 に水平移動の概略を示す．9 月 11 日の 12:57 に放流した供試魚は東に向かって遊泳し，13:15 に放流地点から約 400m 離れた $35^{\circ} 35.9' \text{ N}$, $135^{\circ} 26.1' \text{ E}$ 付近の天然礁 A に到着し 21:31 までとどまった．時刻 21:31 に南東に移動を開始し，21:46 に天然礁 A から約 300m 離れた $35^{\circ} 35.75' \text{ N}$, $135^{\circ} 26.2' \text{ E}$ 付近の天然礁 B に到着した．その後 15:54 の調査終了まで天然礁 B にとどまった．9 月 17 日，9 月 25 日，10 月 3 日の調査でも天然礁 B にとどまっているのが確認された．10 月 9 日の調査では，16:40 に天然礁 B で個体を発見したが，17:02 に天然礁 B を離れ 17:14 に天然礁 A に到着し，21:50 の調査終了までとどまった．

4-3-2. 鉛直移動

Fig. 24 に 9 月 11 日から 12 日にかけてのマダイの遊泳水深と周囲の水温を示す．マダイは放流後，一気に水深 80m 付近まで到達した．13:15 に天然礁 A に到着後，19:00 頃までは水深 50m 付近にとどまり，遊泳水深の上下変化は確認できない．その後，19:30 頃から 10m/min 前後の速度で 15～30m 上下に遊泳水深を変化させながら，水深 30～80m の層を遊泳した．21:31 に天然礁 A を離れ，21:46 に天然礁 B に移動してからは，徐々に遊泳層が上昇し 23:30 以降は水深 30 m 付近で安定した．翌日 9 月 12 日の 3:00 頃までは水深 30m 付近から 10m/min 前後の速度で 20～30m 潜り，再び水深 30m 付近に戻る遊泳水深の変化が繰り返しみられた．時刻 3:00 頃から，再び水深 30～60m 層を遊泳する変化がみられ，5:00 頃まで続いた．時刻 5:00 以降は 9 月 11 日の放流から 19:00 頃までと同様に，遊泳水深を変化させることなく水深 45m 付近にとどまっていた．

次に Fig. 25 に 9 月 17 日，25 日，10 月 3 日，9 日のマダイの遊泳水深と周囲の水温の変化を示す．9 月 17 日は，個体を発見した 10:15 から追跡を終了した 14:03 まで，大きな遊泳水深の上下変化は見られず，50m 付近で一定であった．9 月 25 日は 11:15 頃から 12:00 にかけて 10～15m の遊泳水深の変化が認められるが，9 月 11 日の 19:30 から 12 日の 5:00 頃にかけてみられた大きな変化とは異なる，緩やかな変化である．10 月 3 日も大きな遊泳水深の上下変化は見られず，50m 付近で一定であった．10 月 9 日は 20:15 頃までは水深 50m 付近にとどまったが，20:15 頃に水深 50m から 70m の範囲で遊泳水深に変化がみられた．20:30 頃には再び水深 50m 付近で安定したが，調査を終了した 21:50 まで 5 m/min 前後の速度で 10～20m 下層へ移動を行い，再び水深 50m 付近に戻る遊泳水深の

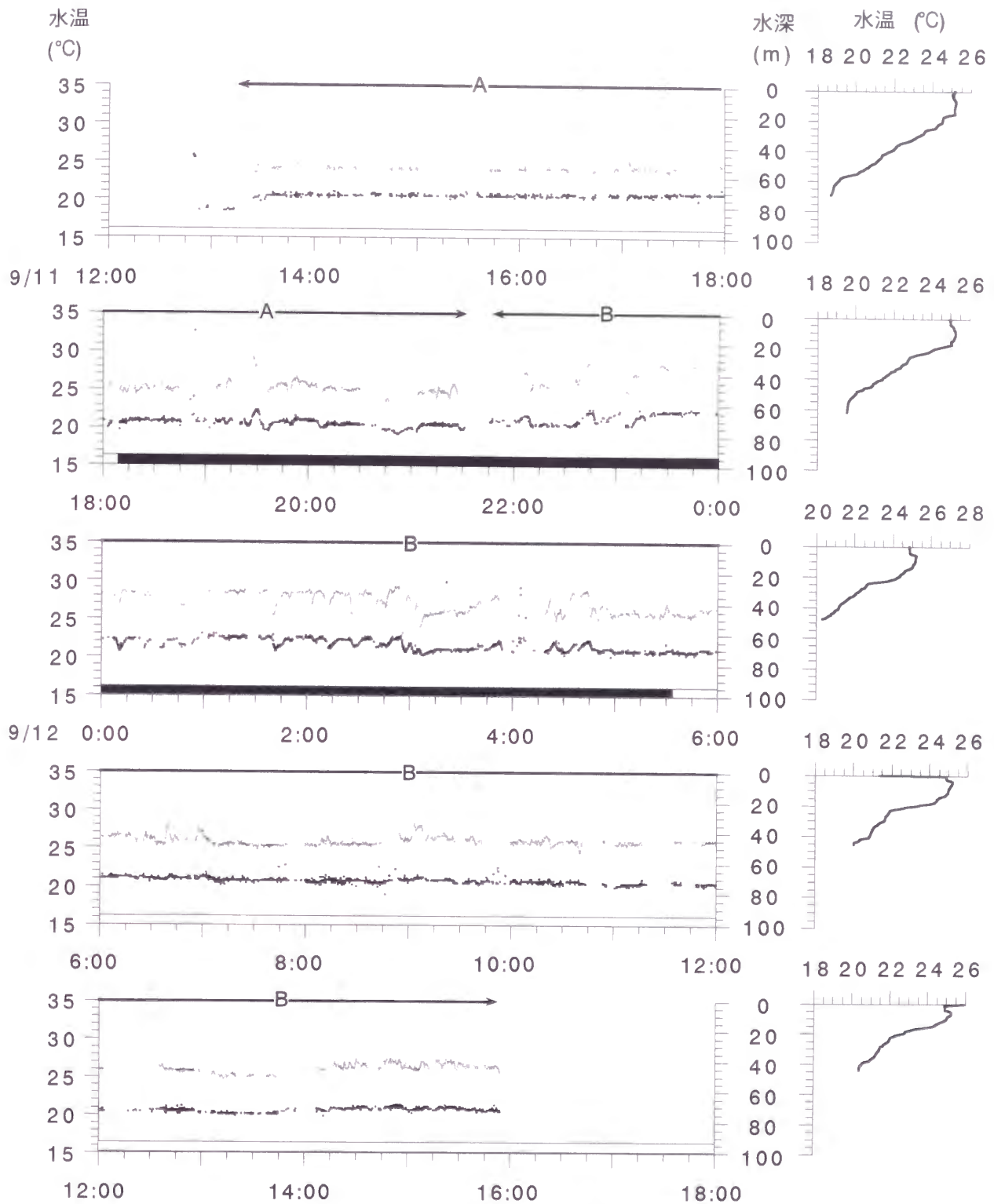


Fig. 24 9/11～12のトラッキングによるマダイの遊泳水深と周囲の水温の記録，およびCTD観測による水温の鉛直構造。

細かい点は水深を，太い点と線は水温を示す。

A, Bはそれぞれ天然礁A, Bを，矢印は天然礁にとどまった期間を表す。

変化が繰り返しみられた。鉛直移動の大きさの指標として，全調査期間中の遊泳水深の記録から1時間毎の標準偏差を算出した(Fig. 26)。遊泳水深の標準偏差は，日の出から日没までは2m前後と小さいが，日没から急激に大きくなり6m以上に達した。

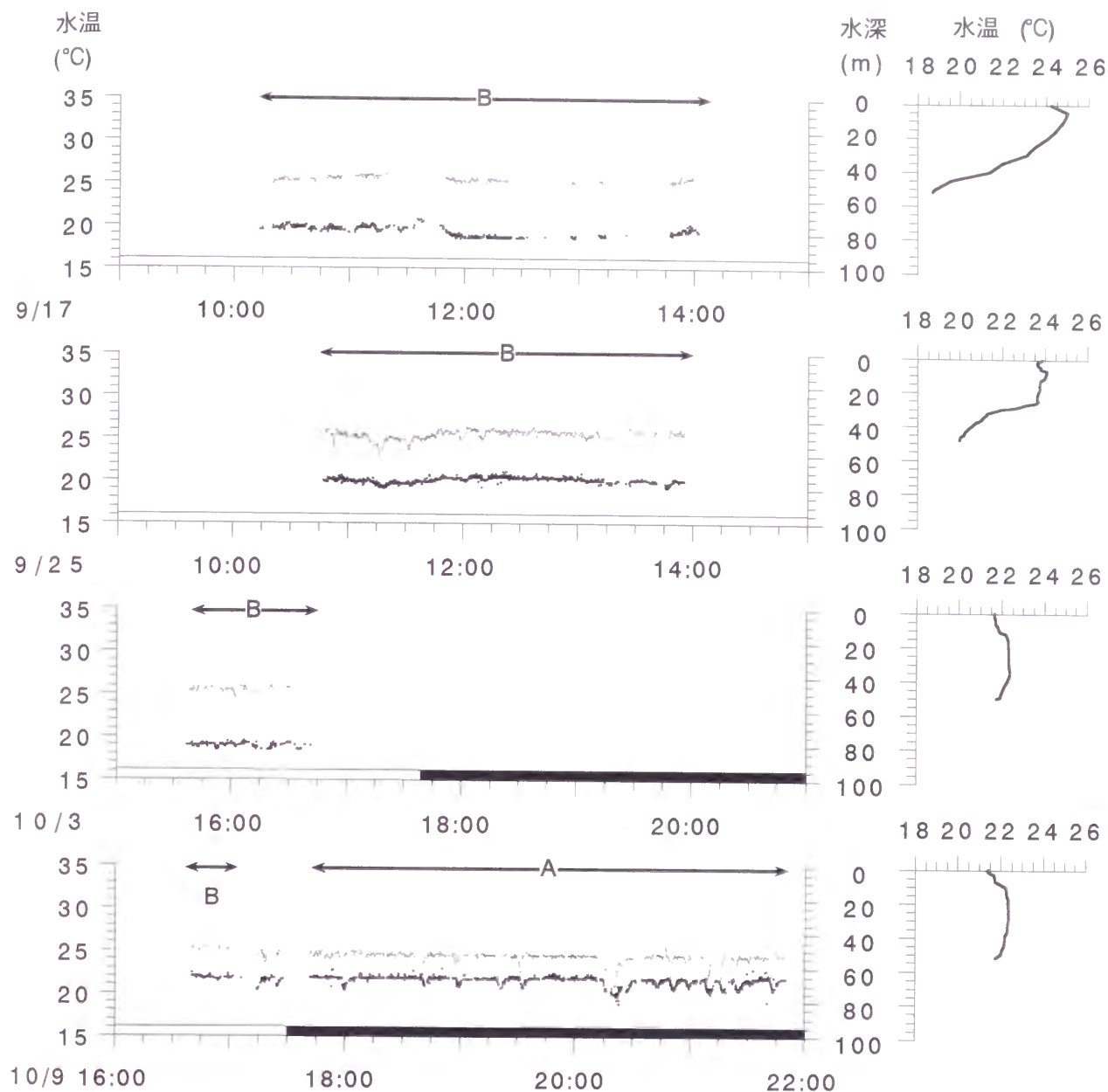


Fig. 25 9/17, 25, 10/3, 9のトラッキングによるマダいの遊泳水深と周囲の水温の記録, およびCTD観測による水温の鉛直構造.

細かい点は水深を, 太い点と線は水温を示す。

A, Bはそれぞれ天然礁A, Bを, 矢印は天然礁にとどまった期間を表す。

4-3-3. 経験水温

全般に遊泳水深が一定の場合は, 周囲の水温も一定であった. 10m以上の大きな遊泳水深の変化が起こった場合には経験水温もそれに伴って1~2°C変化した. しかし, 9月17日の11:20頃には, 遊泳水深はほとんど変化していないのに対して経験水温は約1.5°C低下した. 全調査期間中のマダいの周囲の水温は18.5~23.0°Cの範囲であった(Table 4).

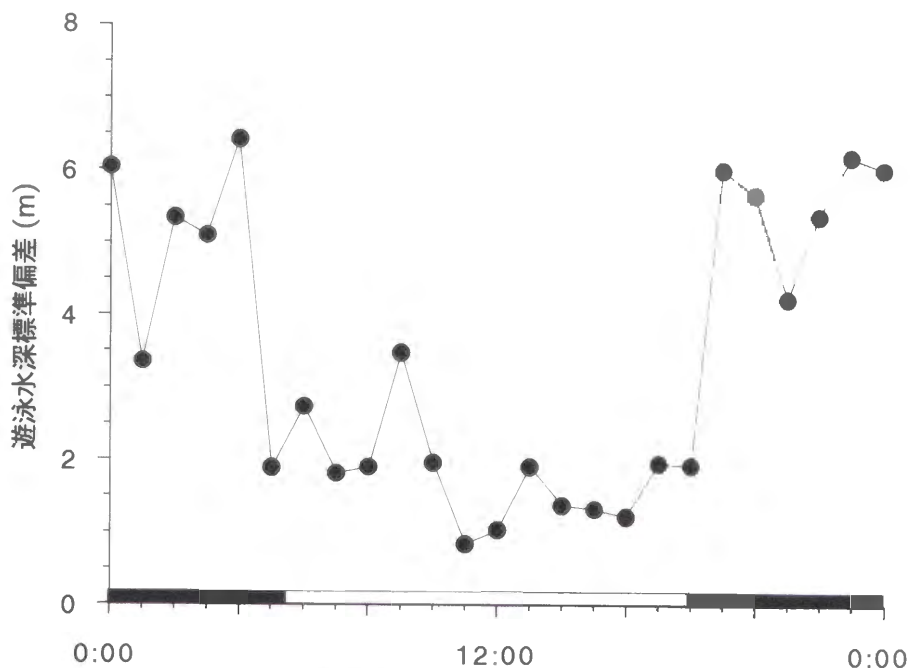


Fig. 26 遊泳水深の標準偏差を指標としたマダいの日周期性.
x 軸上の白黒のバーはそれぞれ昼夜を表す.

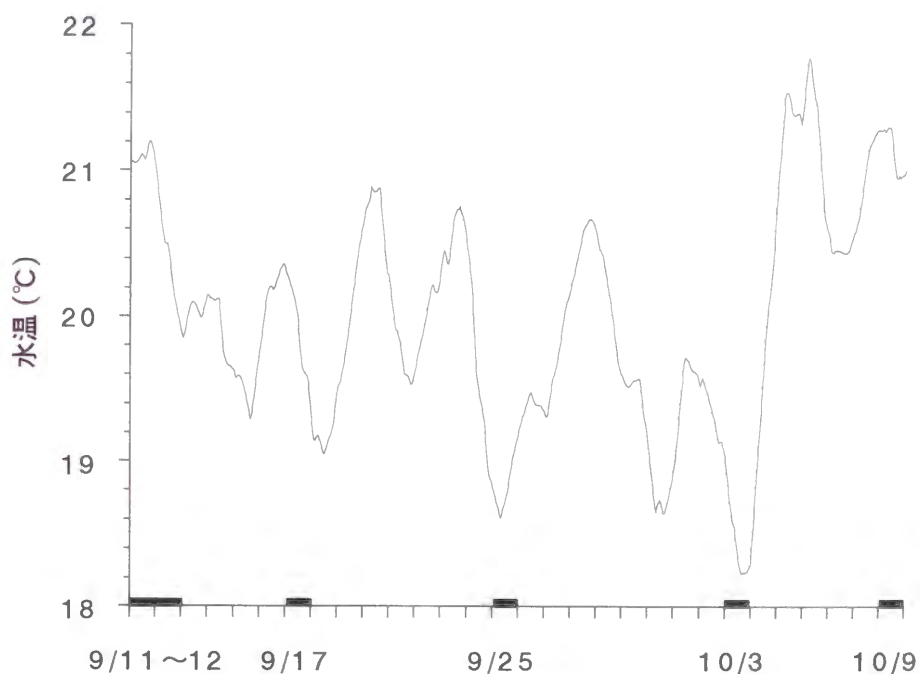


Fig. 27 田井馬立定点水温の24 時間移動平均.
x 軸上の黒いバーはトラッキング調査を行った日を示す.

4-3-4. 周辺海域の物理環境

追跡中にマダいの周辺で行った CTD 観測の結果を Fig. 24, 25 に示す. 9 月 11 日は表面水温は約 25°C で, 20m 以深に成層構造が確認できる. 9 月 17 日は表面水温は約 24°C で, 5m 以深は成層している. 9 月 25 日は表面水温は約 24°C である. 表層の混合層は次第に厚

くなっていき水深30mに達した。10月9日は鉛直的に混合しており、10m以深の水温は約22℃で一定であるが、海面冷却のために表面水温は約21.5℃である。

9月11～12日、17日、25日の調査でマダイの遊泳水深の溶存酸素量を測定した結果、酸素飽和度は92.5～99.6%の範囲でほぼ飽和状態であった。

田井馬立における水深56m地点の海底付近の24時間移動平均水温をFig. 27に示す。調査期間中、海底付近の水温は3～6日の周期で約18.5～23.0℃の範囲で変化した。

4-4. 考察

4-4-1. 遊泳行動

約1ヶ月間にわたって同一個体を追跡することが出来た。これまでも淡水域では高井ら(1997)が琵琶湖においてビワコオオナマズを6ヶ月間にわたって追跡した例があるが、海洋ではこの様な長期追跡は行われていない。長期にわたる追跡が可能になった要因のひとつにはマダイが同じ場所にとどまり、ほとんど水平的な移動を行わなかったことが挙げられる。調査期間中、供試魚は放流地点から約400m離れた礁A、あるいは礁Aから約300m離れた礁Bにとどまり、400mを超える長距離移動は見られなかった(Fig. 17)。京都府立海洋センター季報^{*1}によると、京都府沿岸のマダイ漁場は季節によって変わり、春先は丹後海外、夏には丹後海内に形成され、秋から冬の水温降下とともに丹後海内から徐々に外へ移動していく。今回の調査を行った時期は初秋であり、マダイがちょうど丹後海内にとどまっている時期であったと思われる。

長期にわたる追跡が可能になったもう一つの要因として、今回使用したトラッキングシステムが長時間、あるいは長期間の追跡に適した特徴を備えていたことが挙げられる。従来の1チャンネル受信機を用いたシステムでは、手動で指向性のハイドロフォンを旋回させる、あるいはスイッチを切り替えて複数のハイドロフォンを操作しながら個体の方向を探る必要があり、時間と労力を要した。今回4チャンネル受信機を用いたことで個体の方向が容易に決定でき、長時間の調査を少人数で負担なく行うことが可能となった。加えてハイドロフォンは曳航体に取り付けることができ、高速移動中でも受信が可能である。そのために短時間で広範囲の探索が可能となる。今回の追跡調査では個体はほとんど移動することがなかったが、仮に移動してもこのシステムを用いれば再発見できる可能性は高い。

マダイ成魚は9月から10月にかけて特定の天然礁に定着し、その周辺で長期間生活す

ることが示された。天然礁の周辺はマダイ成魚の餌となるエビ・カニ類，多毛類，アミ類が豊富であると考えられる。遊泳水深層の溶存酸素量についても，ほぼ飽和状態であることが確認された。これらのことから，今回定着した天然礁はマダイにとって適した生息場所であったと考えられる。適した生息場所を見つけたマダイはその場所にとどまり，他の海域に移動することはないようである。このことは間欠的にその根の周辺を探索すれば，個体を発見し追跡を再開することが可能であることを意味する。

放流と同時に個体は一気に水深約80mまで潜行した(Fig. 24)。魚群探知機による測深結果からマダイは放流直後一気に海底まで潜り，海底に沿って移動したと考えられる。第3章で，水温・水深ロガーを装着したマダイが放流直後一気に海底まで潜ったのと同様の行動がみられた。この行動が海底地形の確認なのか，ストレスからの逃避なのか研究することも必要となる。

マダイの遊泳行動は昼間と夜間で異なった(Fig. 26)。昼間は水深50m付近にとどまり，ほとんど遊泳水深に変化がみられなかった(Fig. 24)。この海域の水深は約50mであったことから，マダイは海底にとどまっていたと考えられる。一方夜間は，水深30～80mの範囲で遊泳水深を変化させる行動が確認された。これは第3章で水温・水深ロガーを装着したマダイが，水温下降期から一定期にかけて示した昼行性と逆の性質である。第3章では，冬季は昼行性を示していたが，春季には明確な日周性が見られなくなり，マダイの日周性は1年を通じて一定ではないことが示された。同様に秋季にも日周性の変化がおり，夜行性を示したのかもしれない。

夜間の行動はさらに，遊泳水深が変動を伴いながらゆっくりと変化する行動と，水深約30mから10～20m下層に移動し，再びもとの水深に戻る行動が確認された。9月11日の19:30～11:30，9月12日の3:00～5:00，10月20:15頃の行動が遊泳水深をゆっくりと変化させる行動，9月11日の11:30～9月12日の3:00，10月9日の20:30～21:50にみられた行動が水深約30mから10～20m潜り再びもとの水深に戻る行動である(Fig. 24, 25)。遊泳水深をゆっくりと変化させる行動は海底に沿って移動したものであり，水深約30mから10～20m潜り再びもとの水深に戻る行動は中層に浮いていたと推察される。さらに，海底に沿った移動は索餌活動の現れであり，中層に浮いていたのは睡眠の現れであると解釈することもできる。しかし魚群探知機で確認した結果，天然礁の地形は非常に複雑でわずかに水平的に移動することで水深は大きく変化してしまう。すなわち，天然礁からわずかに離れることで同じ水深であっても海底に沿っている状態と中層に浮いている

状態が成立する。今回使用したトラッキングシステムでは局地的な水平移動を把握することは不可能であるために、マダイが海底に沿っていたか中層に浮いていたかの推定は困難である。

マダイの生息海域が成層している場合には、遊泳水深によって周囲の水温は変化する。町中(1980)、柿本ら(1980)はマダイについて行った実験で、マダイが鉛直的に移動することで数℃にもおよぶ水温変化を短時間で経験するのを見ている。しかし今回、夜間には10m以上の遊泳水深の変化がみられたが、それに伴う周囲の水温変化は1~2℃にとどまった。追跡期間中表層の混合層は次第に厚くなっていったが、マダイの遊泳層まで達することはなかった(Fig. 24, 25)。調査期間中に存在した鉛直的な水温差は最大で約6℃に達するが、マダイは急激な水温変化を嫌い、もっとも温度勾配の急な層を越えて表層の混合層にまで到達することを避けたのかもしれない。

鉛直的な移動に伴ういわば自発的に経験する水温変化とは別に、周辺海域の水温の自然変動に伴う受動的に経験する水温変化について、長期間の水温の定点観測記録(Fig.27)から検討した。海底付近の水温は周期的に変化し、変化の幅はほとんどの場合、2~3℃前後であるが、10月3日から10月5日にかけて4℃近く水温が上昇する大きな変化がみられた。上野ら(1991)は京都府沿岸の若狭湾西部海域では底層水温が数日~十数日の時間規模で変動することを報告しており、今回マダイのとどまった天然礁の周辺でも、同様の現象が起きていたと考えられる。10月9日の経験水温の平均値が他の調査日の平均値に比べて1.5℃以上高かったことや、9月17日の11:20頃に遊泳水深はほとんど変化していないのに対して経験水温は約1.5℃低下した現象は、こうした周期的な変動を反映したものと考えられる。このことはマダイが水平的にも鉛直的にも移動することなく定位していても、周辺海域の水温変動による水温変化を経験することを意味する。

4-4-2. 標準時の代謝量の見積もり

自然環境下でマダイは、自らの鉛直移動に伴う水温変化と、周辺海域の周期的な水温変化を経験しており、全調査期間中を通じて経験した水温範囲は18.5~23.0℃であった。第2章で求めた回帰式(1), (2)から、この水温範囲でのマダイの標準時の酸素消費量および心拍数はそれぞれ1.91~2.55mg/min kg^{0.8}, 68.2~88.0bpmと見積もることができる。しかし、遊泳水深の変化に伴う経験水温の変化の中には、非常に短時間で経験したものも含まれる。一般に変温動物である魚類の体温は水温変化を反映するが、急激な水温変化

に対しては体温が水温に追従するのに時間を要することが知られている。ニジマスやキンギョでは、数℃の急激な水温変化に体温が追従するのに2～3.5分を要する(黒木, 1967)。Crawshaw (1976)は、体重 1.5kg のコイの体温と水温との間で、約 95%の熱交換が完了するのに10分を要するとしている。また、水温変化に伴う体温変化が代謝過程に影響を与えるにはさらに時間を要し、Moffit and Crawshaw (1983)は、コイについて行った室内実験で、2～6℃の水温変化が酸素消費量と心拍数に影響を与えるのに15分を要するという結果を得ている。それゆえ、急激な遊泳水深の変化に伴って経験水温が変化した場合には、水温の変化に伴って体温が変化し、代謝過程に影響を与える前にもとの水温域に戻ってしまった可能性があるため、実際の代謝量の変化は第2章で求めた回帰式(1), (2)に基づいて求めた変化より小さかったかもしれない。

しかし、自ら遊泳水深を変化させ1～2℃の水温変化を短時間に経験していることや、周辺海域の水温が最大で一日に約4℃変化してもおおきな水平移動を行わなかったことから、この程度の水温と代謝量の変化はマダイの遊泳行動に影響を及ぼさないと考えられる。第2章で求めた回帰式(1)に基づいて18.5～23.0℃の水温変化で Q_{10} を算出すると2.5となり、一般に魚類の生理的反応で多く報告されている値と同等であった。この事からも、今回供試魚が経験した水温変化は生理的に無理のないものであったといえる。

野外における個体の総代謝量は、生命維持に要する標準時の代謝量と、遊泳や摂餌後の消化に伴う活動時の代謝量の和で表される(Lucas et al., 1991)。遊泳活動に伴う代謝量については、個体が高速で遊泳するにつれて代謝量も増大することが知られている(Brett, 1964, 千葉, 1983)。しかし本実験の結果では、マダイは水平的に大きく移動することなく特定の瀬の周辺にとどまっていた。瀬の周辺での局所的な移動については捉えることができなかったが、摂餌や逃避に伴う突発的なものを除けば、高速で遊泳する行動はほとんど示されなかった(Fig. 24, 25)。特に日出から日没までは鉛直的にもほとんど動くことなく底にとどまっており、また、日没後にみられた遊泳水深を変化させる行動についても、鉛直移動速度は最大で12m/minであった。これは今回実験に用いた体長50.0cmの個体では0.4 BL/secにすぎず、総代謝量中で遊泳活動に伴う代謝量の割合は少なかったことになる。

4-5. 本章のまとめ

長期間の追跡に適した新しいトラッキングシステムを用いて、同一個体を約1ヶ月にわ

たって間欠的に追跡した。追跡と同時に、マダイの遊泳水深と周囲の水温を遠隔測定した。

マダイは追跡期間中、一定の天然礁の周辺にとどまり、大きな水平移動は見られなかった。日中は海底にとどまり、夜間に遊泳水深を変化させる日周性を示した。マダイは、自らの鉛直移動に伴う水温変化と、周辺海域の周期的な水温変化を経験し、全調査期間中にマダイが経験した水温は $18.5 \sim 23.0^{\circ}\text{C}$ の範囲であった。第2章で求めた回帰式(1), (2)から、この水温範囲でのマダイの標準時の酸素消費量および心拍数はそれぞれ $1.91 \sim 2.55\text{mg/min kg}^{0.8}$, $68.2 \sim 88.0\text{bpm}$ と見積もることができた。鉛直的にも水平的にも大きな移動を行わなかった昼間の代謝量は、標準時の代謝量と同程度であったと考えられる。しかし、実際にマダイが礁の周辺で行っていたと考えられる逃避や摂餌時の行動と、それに伴う代謝量の変化については捉えることができなかった。次章では、非常に短い時空間スケールの行動記録に適したデータロガーを用いた実験について報告する。第2章で開発した心拍数ピンガーをデータロガーと同時に装着し、活動時の代謝量についても見積もりを行った。

5. 多項目ロガー・心拍数ピンガーを用いた野外実験

5-1. はじめに

これまで第2章から第4章にかけて、室内実験と野外実験を組み合わせることで解析することにより、水温を指標としてマダイの標準時の代謝量を見積もった。しかし従来のバイオテレメトリーの手法では、時空間スケールの小さい行動を捉えることは不可能であり、それに伴う活動時の代謝量については明らかにすることができなかった。

近年のマイクロエレクトロニクスの発展に伴い、バイオテレメトリー測器のひとつであるデータロガーは小型化・高性能化を果たしている。搭載されるセンサーも多岐にわたり、水温や圧力といった物理的な環境情報に加えて、遊泳速度や加速度といった個体の運動に関する情報や、心電位や筋電位といった生体の電気生理に関する情報も得られるようになった。他にハード面では、搭載メモリの大容量化、内蔵電池の長寿命化など、ますますの発展をみせている。

本章では、加速度・遊泳速度・水深の情報を非常に短い間隔で測定することが可能な多項目データロガーを用いた実験について報告する。特に加速度は、自由に遊泳する魚類から情報を得る初めての試みであり、これまで捉えることのできなかった時空間スケールの小さい行動について明らかにすることができる。同時に、第2章で新たに開発した心拍数ピンガーを用いて心拍数を遠隔測定し、活動に伴う代謝量の変化について見積もりを行った。実験は個体が自由に遊泳できる広さを持ち、なおかつ測器の回収を確実にを行うために人工海水池で行った。

5-2. 材料と方法

1998年10月に、社団法人日本栽培漁業協会伯方島事業場で飼育されている体重3.61kgの採卵用マダイ親魚(個体ID: 5A)を用いて実験を行った。供試個体の概要をTable 1に示す。バイオテレメトリー測器には、多項目データロガーと心拍数ピンガーを用いた。多項目データロガー(リトルレオナルドUWE-PD2GA)は国立極地研究所が開発した極域生物装着用データロガーで、第39次南極地域観測(JARE39)においてアデリーペンギンの行動測定に最初に使用された。外形は長さ122mm、直径20mm、空中重量57.2g(水中重量17.7g)である。2つの加速度センサー(2G)と圧力センサー(D)を内蔵しており、前後・左右2方向の加速度と水深を測定できる。円筒形の本体の一端にプロペラが装着されており、回転

数により遊泳速度(P)を測定でき、毎秒20回転が1m/sに相当する。測定間隔は、加速度は1/128～2秒まで1/128秒間隔で、遊泳速度と水深は1～256秒まで1秒間隔で任意に設定でき、測定値は全てロガー内のフラッシュメモリーに記録される。今回、遊泳速度・深度の測定は1秒間隔、加速度の測定は1/128秒間隔に設定した。心拍数ピンガーは、2-2-2で既に開発したアレック電子製、DOK-1を用いた。

測器の装着は伯方島事業場内で行った。2-2-2に示した方法で、心電位導出用の電極をマダイの体内に挿入した。心拍数ピンガーを多項目ロガーに固定し、多項目ロガーに取り付けた電気配線結束用バンドを用いてマダイの背鰭前部に装着した。測器の装着後500lポリカーボネイト水槽で回復させ、遊泳行動に異常がないことを確認した。翌日、海路、同協会百島事業場に個体を輸送し、1号海水池に放流した。海水池の大きさは縦125m、横42m、最大水深2mである。心拍数ピンガーのパルスは、水中に沈めたハイドロフォン(Vemco, V41)を通じて受信し、パルス間隔を受信器に接続したパーソナルコンピューター(TOSHIBA, DynaBook SS475)に記録した。

海水池は内海と水門で通じており、大潮時の引き潮に合わせて水門を開けることにより、池内の海水の大部分を排出することが出来る。ロガー回収の際には、池の水を排出し、刺し網を用いてマダイを捕獲した。

測定期間中、ハイドロフォンに水温データロガーを取り付け、海水池の水温を1分間隔で測定した。データロガーはVemco製のMINILOG-TXで、外形は長さ68mm、直径16mm、空中重量23g、水中重量10gである。

5-3. 結果

多項目ロガーUWE-PD2GAを用いた遊泳行動の測定では、10月5日14:00から10月7日10:39まで約45時間にわたってデータを得た。心拍数ピンガーDOK-1を用いた心拍数の測定では、10月5日15:15から10月8日9:00まで約66時間にわたってデータを得た。これまでに行った実験の結果から、測器装着後、マダイの遊泳行動や心拍数が安定するのに、20時間以上を要することが明らかになっている。本実験はこれまでに行った実験と比較して、個体に装着した測器の外形と測定を行った海水池の規模とが大きいことを考慮に入れて、回復期間を充分にとり、10月7日0:00から多項目ロガーの測定が終了した10:39までのデータを解析に用いた。遊泳行動を時間単位、分単位、秒単位に区分し、解析に用いた。

Table 5 心拍数ピンガーおよび多項目データロガーによる測定値の統計量

| 期間 | 心拍数 (bpm) | | 前後方向加速度 (m/s^2) | | 左右方向加速度 (m/s^2) | | 遊泳速度 (m/s) | | 水深 (m) | |
|----|-----------|------|----------------------------|------|----------------------------|------|-----------------------|------|--------|------|
| | 平均 | 標準偏差 | 平均 | 標準偏差 | 平均 | 標準偏差 | 平均 | 標準偏差 | 平均 | 標準偏差 |
| 全日 | 100.9 | 5.4 | 1.2 | 0.71 | -8.71 | 0.25 | 0.02 | 0.00 | 1.5 | 0.3 |
| 夜間 | 97.6 | 2.7 | 1.27 | 0.67 | -8.69 | 0.27 | 0.00 | 0.02 | 1.5 | 0.2 |
| 昼間 | 104.0 | 5.4 | 1.10 | 0.76 | -8.73 | 0.20 | 0.04 | 0.10 | 1.6 | 0.4 |

水温データロガーで測定した実験中の海水池の水温は、 $24.9 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (mean \pm S.D.) でほぼ一定であった。

5-3-1. 時間単位でみた遊泳行動の解析

解析に用いた期間の測定結果を Fig. 28 に示す。日の出にあたる 6:00 頃を境にして、遊泳行動、心拍数ともに変化が見られた。日の出前後の各測定項目の統計値を Table 5 に示す。水深については、日の出前は 1.5m 前後の水深にとどまることが多く、1m 以浅に達することが少なかったのに対して、日の出後は頻繁に 1m 以浅に達している (Fig. 28 e)。遊泳速度については、日の出前は 0m/s を示す期間が長いのに対して、日の出後は 0.3m/s 以上の遊泳を頻繁に記録している (Fig. 28 d)。左右方向の加速度については、顕著な変化は見られないが、前後方向の加速度については、日の出後に変動が大きくなる変化がみられた (Fig. 28 b)。活動性の指標として、遊泳速度の記録から移動距離を、水深の記録から標準偏差を算出し 1 時間ごとに示した (Fig. 29)。移動距離、水深標準偏差とも、日の出時刻を含む 6:00 台にピークがみられた。心拍数についても、同様に日の出を境に変化が見られた。日の出前は 96bpm 前後の値を示し、変動も小さい。一方、日の出後は 100bpm 以上の値を頻繁に示し、変動も大きい (Fig. 28 a)。

5-3-2. 分単位でみた遊泳行動の解析

もっとも活動性の高かった 6:00 台の測定結果について、さらに短い時間スケールで解析を行った。時刻 6:00～6:06 の前後方向加速度、遊泳速度、水深の記録を Fig. 30 に示す。前後方向加速度の記録から、マダイは約 1～2 分の周期で加速と減速とを繰り返していることがわかる (Fig. 30 a)。その際の遊泳速度は、0m/s から約 0.3～1.0m/s 値に達した後、再び 0m/s に戻る (Fig. 30 b)。水深は、約 1.5～2.0m でほぼ一定の値を示していたのが、加速、すなわち遊泳速度の上昇に伴って浅くなり 1.0m 以浅に達する。その後、減速、すなわち遊泳速度の低下に伴って深くなり、再び約 1.5～2.0m でほぼ一定の値を示す (Fig. 30 c)。

加速度の測定間隔である 1/128 秒の間は、マダイが等加速度運動をしていたと仮定して、

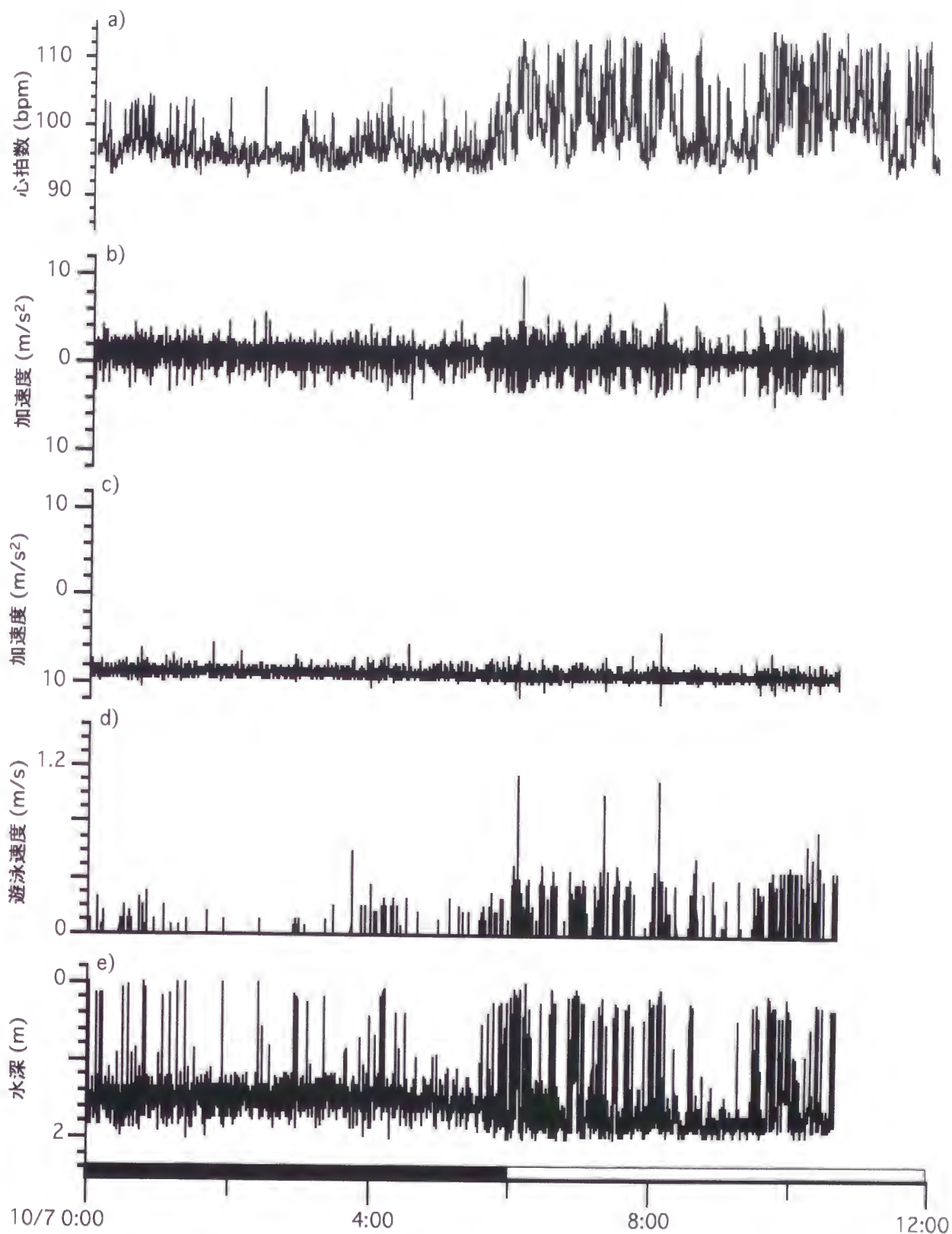


Fig.28 時間単位でみた遊泳行動の記録.

a) 心拍数, b) 前後方向の加速度, c) 左右方向の加速度, d) 遊泳速度, e) 水深.

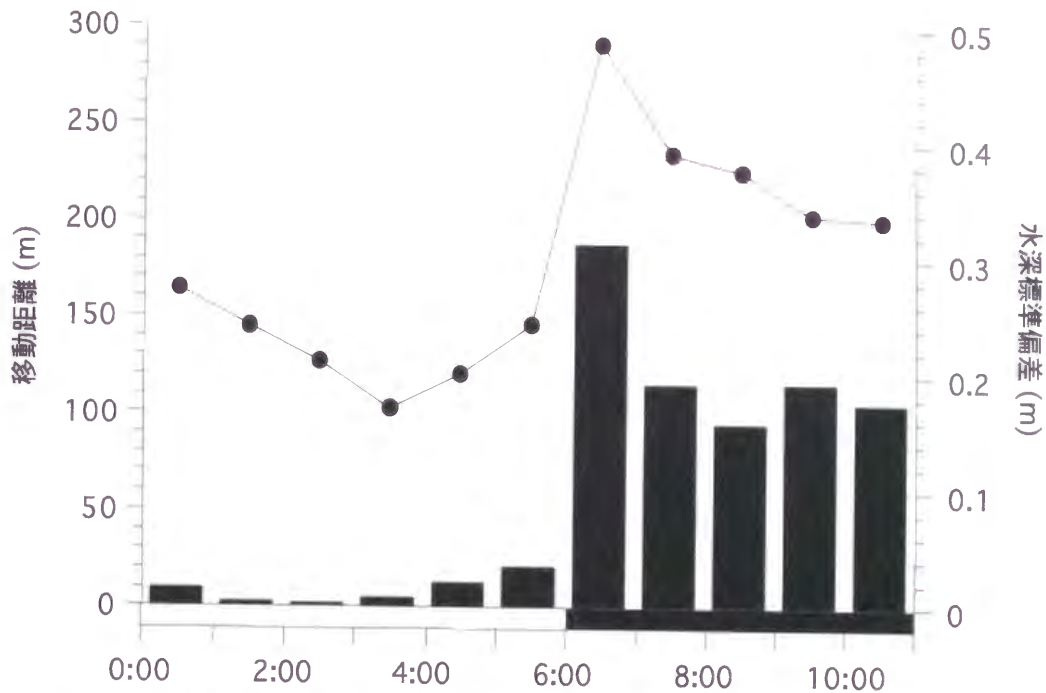


Fig. 29 遊泳速度の記録から算出した移動距離と、水深の記録から算出した水深の標準偏差。

棒グラフは移動距離を、折れ線グラフは水深の標準偏差を示す。

x軸下の白黒のバーはそれぞれ昼夜を表す。

前後方向の加速度の記録(a , m/s^2)から、以下の式で個体の変位(S , m)を求めた。

$$S_n = S_{n-1} + 1/2 a t^2$$

前後方向の加速度から算出した変位は、水深の記録と非常に似かよった変動を示した (Fig. 30 d). すなわち、水深が浅くなるにつれて変位は上昇し、水深が深くなるにつれて変位は下降する対応がみられた。しかし、水深が約 1.5 ~ 2.0m でほぼ一定の値を保つとき、変位は一定の値を保つことは少なく、上昇する傾向がみられた。変位と水深との差を Fig. 30 e に示す。

5-3-3. 秒単位でみた遊泳行動の解析

解析期間中で最も高い遊泳速度を示した時期の測定結果について、さらに短い時間スケールで解析を行った。6:05:00 ~ 6:05:40 の前後方向加速度、遊泳速度、水深の記録を Fig. 31 に示す。遊泳速度の記録から、マダイは約 3 秒で 0m/s から約 1.2m/s に達した後、約 2 秒で約 0.3m/s まで減速し、その後は約 20 秒間にわたって 0.1 ~ 0.4m/s の範囲で遊泳を続け、再び 0m/s に戻っていることが分かる (Fig. 31 b). 水深は、約 1.5m で一定であったのが遊泳速度の上昇と共に約 0.6m まで浮上する。その後、一旦 0.8m まで下降するが、約 20 秒で 0.2m まで浮上し、約 10 秒で再び 1.5m まで下降している (Fig. 31 c). この間の前後方

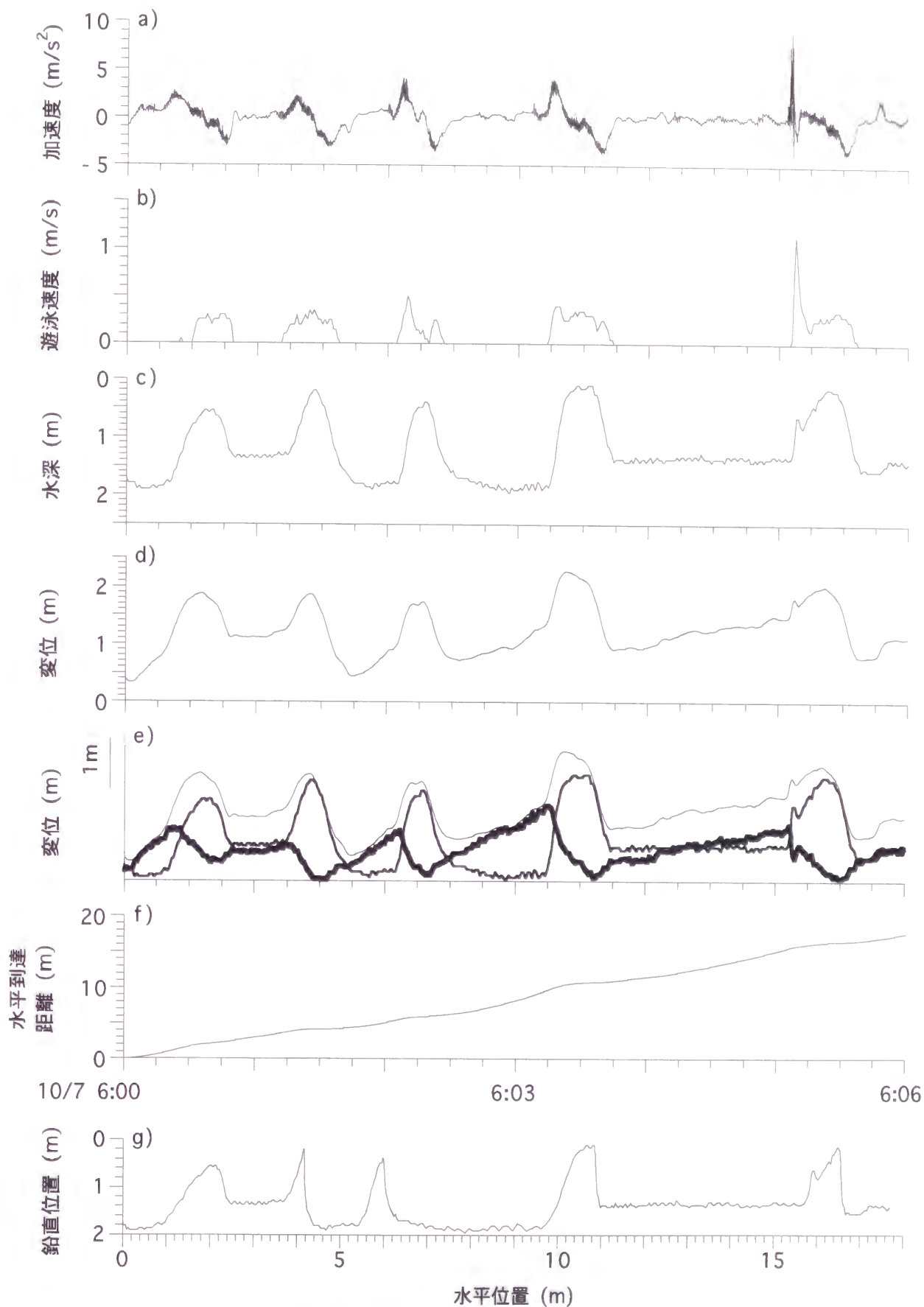


Fig.30 分単位でみた遊泳行動の記録.

a) 前後方向の加速度, b) 遊泳速度, c) 水深, d) 変位, e) 水深と変位の差 (細線は変位を, 中線は水深を, 太線は差を表す.), f) 水平到達距離, g) 2次元移動.

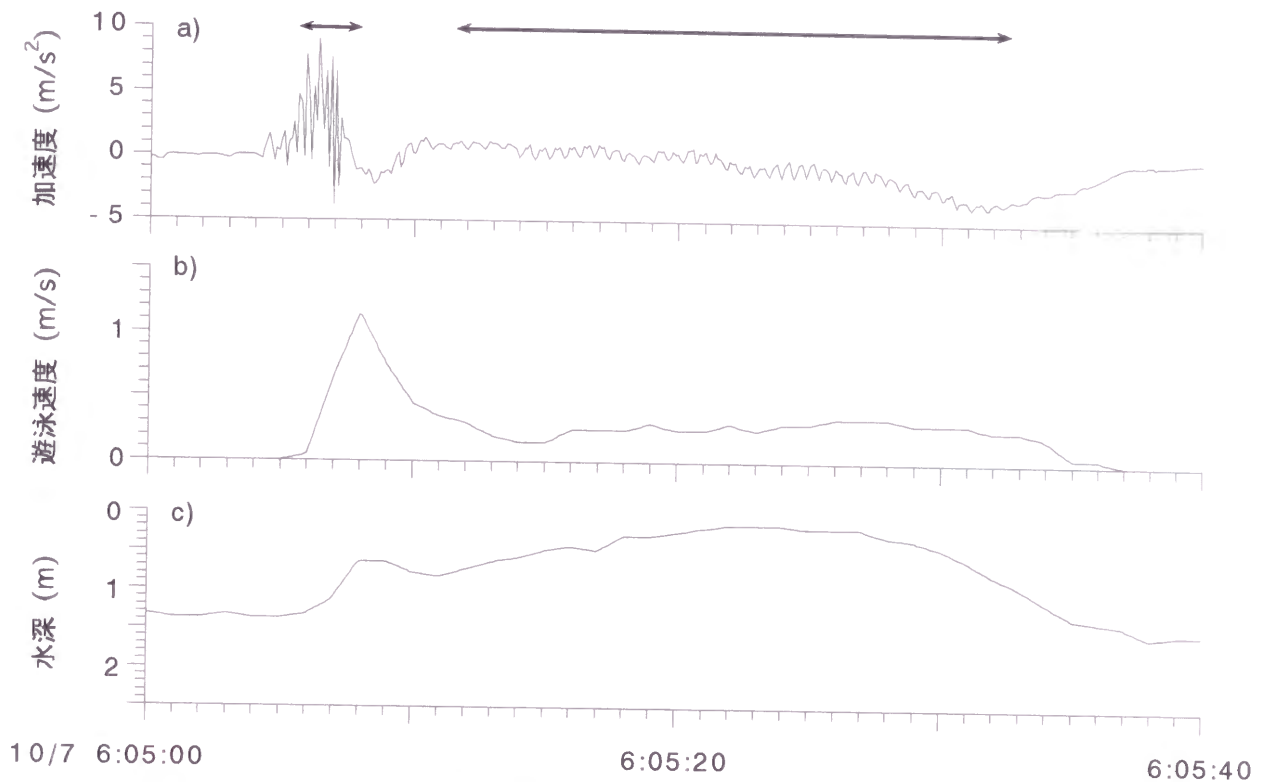


Fig. 31 秒単位でみた遊泳行動の記録。

a) 前後方向の加速度 (矢印はスペクトル解析を行った期間を示す.), b) 遊泳速度, c) 水深.

向加速度は、変動の傾向から大きく2つの期間に分けることが出来る。すなわち、遊泳速度が急激に上昇する期間に対応する、振幅が大きく周期の短い変動が現れる期間と、遊泳速度が0.1～0.4m/sの範囲で続く期間に対応する、振幅が小さく比較的周期の長い変動が現れる期間である(Fig. 31 a)。これら2つの期間における、加速度の波形中の卓越する振動数をスペクトル解析により求めた(Fig. 32)。卓越する振動数は、振幅が大きい期間が約4.3Hz、振幅の小さい期間が約1.9Hzであった。

5-4. 考察

5-4-1. 時間単位でみた遊泳行動の解析

日の出を境にしてマダイの遊泳行動に変化が見られた。日の出前は1.5m前後の水深にとどまり、0m/sの遊泳速度を示す期間が長く、加速度の変動も小さいことから、マダイは池底にとどまっていたと考えられる。一方、日の出後は鉛直的にも水平的にも活発に遊泳を行い、マダイの日周性は昼行性を示した(Fig. 28)。これは秋季から春季にかけてデータロガーを用いてマダイの遊泳行動を測定した実験の結果と一致し、夏季にピンガーを用いて行った実験の結果と逆の習性を示すが、本実験の供試魚は採卵用の養殖マダイである。毎日定時に餌を与えられる養殖魚の示した習性から、マダイ本来の習性を推定

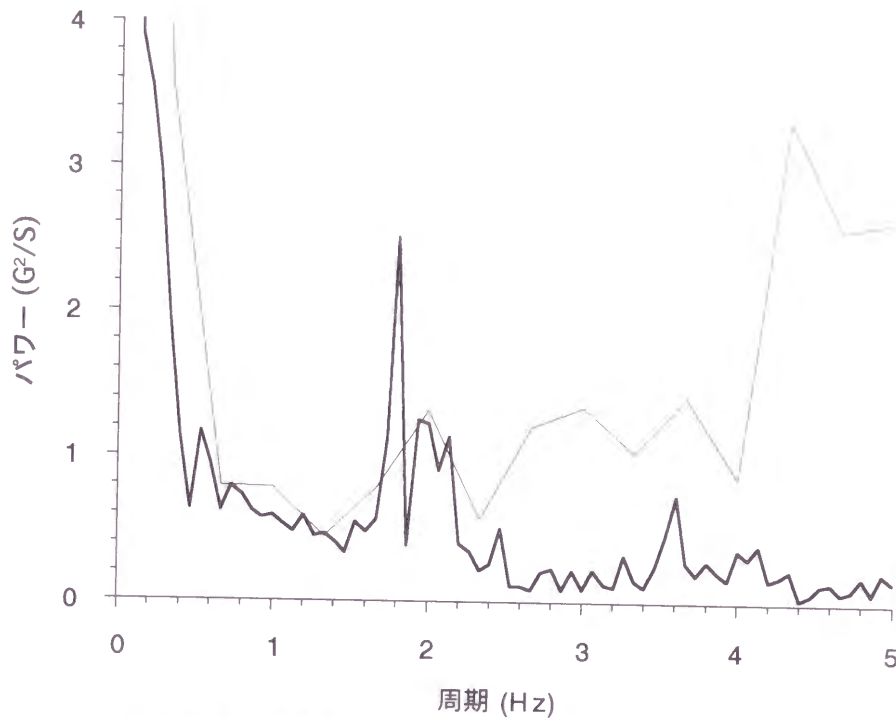


Fig. 32 前後方向加速度のパワースペクトル密度.
細線は加速遊泳時，太線は巡航遊泳時を示す.

することはできない。しかし今回，これまでに行ったバイオテレメトリー実験では得ることのできなかつた，個体の運動に関する情報を得ることができた。今後，本実験の手法を天然海域における実験に適用することで，より詳しいマダイの習性を明らかにすることができると期待される。

5-4-2. 分単位でみた遊泳行動の解析

マダイは約1～2分の周期で加速と減速，すなわち遊泳と停止を繰り返していることが確認された。これは底魚とされるマダイの習性を裏付けるものであり，長時間一定の速度を維持した遊泳を行わないことを示す。実際にマダイが天然海域で示す摂餌や逃避に伴う遊泳行動も，この遊泳と停止を繰り返す行動が軸になって構成されているものと思われる。

前後方向の加速度から算出した変位は，水深の記録とよく似た変動を示した(Fig. 30 d)。水深の変化は鉛直方向の変位のあらわれであり，算出した全方向の変位には鉛直方向の変位も含まれるために，変位と水深との間に対応がみられたと考えられる。さらに，変位と水深との差は，全方向の変位から鉛直方向の変位を差し引いたものであり，水平方向の変位を示すと考えられる(Fig. 30 e)。この水平方向の変位を積分し，水平到達距離を算出したところ，6分間で約18mに達した(Fig. 30 f)。マダイの位置は6:00から6:06の間

には移動していたが、それは半径18 m以内にあったと推定できる。ここで横軸に水平到達距離すなわち水平的な位置を、縦軸に水深すなわち鉛直的な位置をとり、個体の位置を2次元的に描画した(Fig. 30 g)。水深が約1.5～2.0mでほぼ一定の値をとる期間、および加速に伴って遊泳速度が上昇し水深が浅くなっていく期間には水平的に大きく移動し、減速に伴って遊泳速度が下降し水深が深くなる期間には水平的にほとんど移動していないことがうかがえる。加速度の情報を解析することで、個体の位置を推定できることが示された。今後、方位センサー等を用いて遊泳方向を測定することで、個体の位置を3次元的に捉えることが可能になる。

5-4-3. 秒単位でみた遊泳行動の解析

マダイの遊泳速度の変化に伴い、前後方向加速度の変動周期に違いがみられた。前後方向加速度の変動周期は、0m/sから一気に約1.2m/sまで達する突進遊泳時には約4.3Hzを示し、0.3m/s前後の巡航遊泳時には約1.9Hzを示した。魚類は主に尾鰭の振動運動によって推進力を得ていることから、前後方向加速度の変動周期は尾鰭の振動数を示していると考えられる。すなわちマダイは前方への推進力を得るために、突進遊泳時には1秒間に約4回、巡航遊泳時には1秒間に約2回の頻度で尾鰭を振動させていたと推察される。これまでも室内実験で、魚類の遊泳速度と尾鰭の振動数の間には相関があることが示されている(梨本, 1980)。近年、この遊泳速度と尾鰭の振動数の関係に注目して、尾鰭の振動に伴う筋電位の変化を測定し、野外における個体の活動性を見積もるテレメトリー研究が行われている(Ross et al., 1881; Weatherley et al., 1982; Rogers et al., 1984; Hinch et al., 1996; Weatherley et al., 1996; Demers et al., 1996)。今回、加速度情報から尾鰭の振動数が推定できることが示された。今後、遊泳速度と加速度の変動周期との関係を定量化することで、加速度情報から尾鰭の振動数や遊泳速度を算出することが可能になる。

5-4-4. 活動時の代謝量の見積もり

日の出を境にしてマダイの遊泳行動は活発になり、心拍数も上昇した(Fig. 28 a)。測定期間中の海水池の水温は $24.9 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ (mean \pm S.D.)でほぼ一定であり、水温が心拍数に与える影響はほとんどなかったと考えられる。日の出後にみられた心拍数の上昇は、活動に伴い増加した組織の酸素要求量を補うために、酸素を輸送する心臓の機能が強まった結果と考えられる。

2-3-4で明らかにした水温と心拍数の関係式(2)から、水温24.9℃におけるマダイの標準時の心拍数は96.4bpmである。この値は、日の出前の平均心拍数とほぼ一致し、夜間は活動に伴う代謝量の増加は少なかったと考えられる。一方、日の出後はマダイの心拍数は平均104.0bpmまで上昇し、酸素消費量も増加したと考えられる。この活動に伴う酸素消費の増加量を、2-3-4で明らかにした水温と酸素消費量および心拍数との関係式(1), (2)から、水温を共通のパラメーターとして見積もった。日の出後の平均心拍数である104.0bpmは、水温26.6℃における標準時の心拍数に相当する。水温26.6℃における標準時の酸素消費量は $3.47 \text{ mg/min kg}^{0.8}$ で、水温24.9℃における標準時の酸素消費量 $2.94 \text{ mg/min kg}^{0.8}$ との差は $0.53 \text{ mg/min kg}^{0.8}$ である。日の出後の活動に伴ってマダイの酸素消費量は約18%増加したと考えられる。Stevens & Randall (1967) はニジマスについて行った実験で、活動に伴い増加した組織の酸素要求量を補う、酸素輸送量の変化の多くは拍出量の変化によるもので、心拍数の変化はわずかだという結果を得ており、心拍数が代謝量の指標としては不適當であると指摘している。しかし今回マダイについて行った、心拍数を用いた活動時の代謝量の見積もりには、心拍数の変化に加え、1回の拍動で輸送される酸素量の変化についても加味されている。マダイでは、1回の拍動で輸送される酸素量は水温15℃で極小値 $0.023 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ を取り、実際の測定水温であった24.9℃では $0.031 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ 、日の出後の増加した心拍数に相当する水温26.6℃では $0.034 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ まで上昇する(Fig. 13)。今回の見積もりでは、マダイは心拍数を96.4bpmから104.0bpmまで約8%、1回の拍動で輸送する酸素量を $0.031 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ から $0.034 \text{ mg/kg}^{0.8} \text{ beat}$ まで約10%増加させることで、活動に伴い約18%増加した酸素消費量に対応したと考えられる。

5-5. 本章のまとめ

多項目データロガーと心拍ピンガーを装着したマダイを人工の海水池に放流して、加速度、遊泳速度、遊泳水深といった遊泳行動と、心拍数を同時に測定した。これにより、従来のバイオテレメトリーシステムでは捉えることできなかった時空間スケールの小さい行動の測定と、活動時の代謝量の見積もりを行った。

自由に遊泳する魚類から初めて得た加速度情報には、多くの利用の可能性が示された。加速度情報の解析により、個体の位置の把握、尾鰭の振動数、遊泳速度の算出が可能であることがわかった。

日の出を境にマダイは行動は活発になり、それに伴って心拍数も上昇した。第2章で求

めた水温と酸素消費量および心拍数の関係から、日の出後の活動に伴う酸素消費量の増加を見積もった。マダイは心拍数を約8%、1回の拍動で輸送する酸素量を約10%増加させ、標準時の酸素消費量の約18%の増加が見込まれた。

6. 総合考察

6-1. 本研究の目的と成果

本研究の目的は、普段直接目にするのでできない魚類の行動を把握し、野外で直接測定することのできない代謝量を見積もることであった。そのために、新しいバイオテレメトリーの手法を用いて、マダイの遊泳行動と生理に関する情報を測定した。

野外における代謝量の見積もりを行う際の、基礎的な知見を得るために行った室内実験の結果から、マダイの標準時の代謝量は水温によって大きく影響を受けることが明らかになった。水温とマダイの代謝量との関係を定量化し、個体の体重と周囲の水温の情報から、標準時の代謝量を見積もることが可能となった。

続いて野外実験でマダイの遊泳行動を測定し、室内実験で求めた水温と代謝量との関係式から標準時の代謝量を見積もった。水温・水深ロガーを用いた実験では、季節的な水温の上昇がマダイの行動を一変させるトリガーとなっていることを明らかにした。季節の推移に伴い、春季に周囲の水温が約12℃に達した直後から、マダイは活発な鉛直移動を開始した。遊泳行動に変化がみられた水温の境界値である12℃は、代謝量の反応速度の観点から示された適水温の下限と一致した。一方、水温・水深ピンガーを用いた実験では、18.5～23.0℃の水温範囲では、周囲の水温変化は行動に影響を与えるものではなかった。マダイは成層した水域で自ら鉛直移動を行い水温変化を経験したし、おそらく外洋水との交換によると思われる周囲の水温変化に遭遇しても遊泳行動を変化させなかった。変温動物である魚類にとって、自身の体温に直接作用する水温がもっとも重要な代謝量の決定要因であり、その時の行動を左右することが明らかになった。

水温によって変化する標準時の代謝量に加えて、活動に伴う代謝量の変化についても見積もりを行った。多項目ロガーと心拍数ピンガーを用いた実験では、日の出を境にマダイの遊泳行動は活発になり、活動に伴って約18%の代謝量の増加が見込まれた。

様々な時間スケールの行動測定に適したバイオテレメトリー測器を使い分けることで、約半年スケールの季節変化に伴う行動変化から、秒スケールの尾鰭の振動まで、マダイの遊泳行動に関する情報を解析することができた。そして、野外における総代謝量のうち、標準時の代謝量と活動に伴う代謝量のそれぞれを定量的に見積もることができた。

本研究の成果は、例えば漁場水温の記録から、マダイの摂餌開始時期や産卵時期を推定する際に有用であり、効率的な漁獲と資源管理に資する。また、代謝量の見積もりは、

増養殖施設における飼育環境の改善や監視に基礎的な知見を与える。

6-2. 本研究の特色

本研究の特色のひとつは、これまで限定された室内水槽による実験的アプローチが主であった行動生理研究を実際の海洋に適用した点にある。室内実験は、魚類の生理に関する基礎的な知見を得るには最適であるが、実際に漁業の行われている現場へのフィードバックがなされてこそ有用である。野外実験は、魚類の行動を直接的に捉えるには最適であるが、基礎的な知見による裏付けなしには結果を評価できない。本研究では、室内実験と野外実験を融合し、包括的なアプローチを行った。今後、水産の研究では生理、生態、漁具、漁法、資源管理等、多岐にわたっている研究分野の枠を越え、各分野が機能的にリンクした研究がますます重要になってくると考えられる。

同様に、本研究では工学的なアプローチも取り込み、自ら測器の開発を行った。特に近年のエレクトロニクス技術の発展はめざましく、各測定機器の性能は以前に比べ格段に向上している。本研究で取り上げた測定項目のなかには、古くから行われているものも含まれる。しかし、現時点での技術を結集して開発したシステムを用いることで、同様の測定を、少ない労力で高精度を保ち、長時間連続して行うことが可能となった。

新しい測定機器を用いることで、本研究では、世界的にも例を見ない記録が多く得られた。水温・水深データロガーを用いた実験では、約半年間にわたる遊泳行動の記録を得た。マダイについては他に例を見ないが、他の魚種を含めても開放的な野外において得られた記録としては最長の部類に入る。水温・水深ピンガーを用いた実験では、実際の海域において、同一個体を約一ヶ月間にわたって追跡した。これも、開放的な野外で行われた追跡では最長の部類に入る。多項目ロガーを用いた実験では、自由に遊泳する魚類から、個体の加速度の情報を世界で初めて得た。加速度情報からは定位や尾鰭の振動数など、遊泳行動に関する数々の現象を捉えることができ、今後バイオテレメトリーの分野でますます発展していくと予想される。

本研究の手法は、現時点における測器のサイズにより、装着可能な供試個体のサイズに制限がかかるが、それを満たせば多くの魚種に適応が可能である。他の水産有用魚種の行動生態の把握は、マダイの場合と同様に、漁獲や養殖生産の効率化、水産資源の変動解明と管理に資する。

6-3. 今後の課題

特にバイオテレメトリー研究では、測器の高価格、電源電池の容量による記録時間制限と消耗性、回収の成否にともなう実験の不確実性などの問題が常に付随する。そのため、多くのサンプル数を獲得することが困難である。実際に本研究で行った野外実験のサンプル数はそれぞれ1尾ずつである。そのため、マダイの一般的な生態に関する考察は極力控えた。今後、本種の生態解明には、サンプル数を増加させることで、一般性を持った知見を増やすことが必要である。その一方で、バイオテレメトリーは、1個体から得られる情報量が膨大であり、多くの新しい知見を提供する。1尾1尾の積み重ねが重要であると著者は考える。

現在バイオテレメトリー測器の高性能化に伴い、得られるデータ数は数百万以上に達する。現時点で最高の処理速度を示すパーソナルコンピューターを用いても、解析には多くの時間を要する。特に本研究で初めて測定した加速度情報には、なお多くの有用性が隠されていると考えられるが、それらを引き出すには情報学分野とのリンクが必須であると感じている。

本研究では、効果的なバイオテレメトリーの手法と、その有用性を示した。テレメトリーの手法は、生態や生理等の生物学的な分野のみならず、漁具や漁法等の非生物学的な分野にも応用性は高い。本研究で示した手法について、様々な分野の研究者に興味をもって頂ければ幸いである。ユーザー増加に伴う需要の拡大は、水産有用魚種の生態に関する一般性を持った知見の蓄積に貢献するし、何より測器の高性能・低価格化につながるからである。

謝辞

本研究を遂行するに当たり、常に懇切なるご指導と論文校閲の労を頂いた京都大学大学院農学研究科の坂本亘教授に心から感謝いたします。実験の遂行、データの解析に当たり、細部にわたるご尽力とご協力、アドバイスを頂いた京都大学大学院情報学研究科の荒井修亮助教授に心から感謝いたします。特に海洋環境の測定、解析、考察に際して貴重な示唆を頂いた、京都大学大学院農学研究科の藤原建紀助教授、笠井亮秀博士に心から感謝いたします。

室内実験を行うに当たり、測定方法について広島大学生物生産学部の難波憲二教授に貴重な示唆を頂きました。マダイの飼育について福井県立大学生物資源学部の青海忠久助教授に全面的に支援して頂きました。野外実験を行うに当たり、追跡調査では京都大学大学院農学研究科の上野正博博士にご協力を頂きました。京都大学大学院農学研究科附属水産実験所の皆様には、実験、生活全般について様々な面でご支援いただきました。

測定機器の提供と資料につきましては、以下の方々のご協力を得ました。まず、国立極地研究所の内藤靖彦教授には多項目ロガーを快く提供して頂き、京都府立海洋センターには定点水温データを提供して頂きました。さらに、社団法人日本栽培漁業協会伯方島事業場の福永辰廣場長ならびに事業場の皆様には、サンプルの提供、生け簀での測定、宿泊に際してご協力を頂きました。社団法人日本栽培漁業協会百島事業場の高橋庸一場長ならびに事業場の皆様には、海水池での測定、マダイの再捕、宿泊に際してご協力を頂きました。京都府舞鶴市漁業協同組合の皆様には、ロガー装着マダイの再捕に際してご理解とご協力を頂きました。水嶋食料品店の水嶋喜代美氏には天然個体の入手に際してご協力をいただきました。心から感謝いたします。

本研究のとりまとめに際し、京都大学大学院農学研究科の田中克教授と京都大学総合博物館の中坊徹次教授には、校閲の労を頂きました。近畿大学農学部の中根猛教授、高木力博士には、本研究の遂行に多大なご理解とご協力を頂きました。厚く御礼申し上げます。

本研究の進行に際して、多くの方からご助言、ご協力を頂きました。特に京都大学大学院農学研究科の本田秀氏には、常に野外調査に参加頂きました。研究全般にわたり、京都大学大学院農学研究科海洋生物環境学専攻分野の皆様には様々な面でご協力いただきました。感謝いたします。

引用文献

- Armstrong, J. D.(1986): Heart rate as an indicator of activity, metabolic rate, food intake and digestion in pike, *Esox lucius*. *J. Fish Biol.*, **29** (Supplement A), 207-221.
- Armstrong, J. D., Lucas, M. C., Priede, I. G. and Vera L. D.(1989): An acoustic telemetry system for monitoring the heart rate of pike, *Esox lucius* L., and other fish in their natural environment. *J. exp. Biol.*, **143**, 549-552.
- Barney, J. V., William, D. P. and Lloyd C. F.(1977): Thermal and metabolic relations of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, from a heated reservoir and a hatchery in north central Texas. *Comp. Biochem. Physiol.*, **57A**, 93-98.
- Beamish, F. W. H.(1964): Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. *Can. J. Zool.*, **42**, 177-188.
- Brett, J. R.(1964) : The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **21**(5), 1183-1226.
- Crawshaw, L. I.(1976): Effect of rapid temperature change on mean body temperature and gill ventilation in carp. *Amer. J. Physiol.*, **231**, 837-841.
- Demers, E., McKinley, R. S., Weatherley A. H. and McQueen, D. J.(1996): Activity Patterns of Largemouth and Smallmouth Bass Determined with Electromyogram Biotelemetry. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **125**, 434-439, 1996
- Fry, F. E. J.(1971): Environmental relations and behavior. *Fish Physiology*, **6**, 1-98.
- 添田秀男, 余座和征, 嶋村哲哉(1991): 4. サケ, 「テレメトリーによる水生動物の行動解析」(添田秀男編), 恒星社厚生閣, 東京, 41-54.
- Hinch, S. G., Diewert, R. E., Lissimore, T. J., Prince, A. M. J., Healey, M. C. and Henderson, M. A.(1996): Use of electromyogram telemetry to assess difficult passage areas for river-migrating adult sockeye salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **125**, 253-260.
- 市原忠義 (1977): 魚類の垂直行動に関する考察. 海洋科学, **9** (12), 35-40.
- 板沢靖夫(1977): 呼吸「改訂増補 魚類生理」(川本信之編), 恒星社厚生閣, 東京, 46-91.
- 板沢靖夫(1981): 呼吸生理実験法「実験動物としての魚類」(江上信雄編), ソフトサイエンス社, 東京, 243-257.
- 板沢靖夫(1991): 温度「魚類生理学概論」(田村 保編), 恒星社厚生閣, 東京, 63-83.
- 板沢靖夫(1991): 呼吸「魚類生理学概論」(田村 保編), 恒星社厚生閣, 東京, 1-33.

- 柿元 皓, 山吹孝司, 大久保久直(1980): マダイの移動生態. 新潟水試報, **9**, 1-22.
- 柿元 皓, 大久保久直, 板野英彬 (1991): 3. ヒラメ, 「テレメトリーによる水生動物の行動解析」(添田秀男編), 恒星社厚生閣, 東京, 31-40.
- 笠井亮秀, 坂本 亘, 光永 靖, 山本章太郎(1998): マイクロデータロガーによるイナダの遊泳行動解析. 日水誌, **64**, 197-203.
- 川本信之(1966): 呼吸「新版魚類生理生態学」, 恒星社厚生閣, 東京, 1-64.
- 城戸勝利, 木下秀明(1985): シロギス幼魚の成長と酸素消費量に及ぼす水温の影響. 海生研報告, **85202**, 1-20.
- 北川貴士, 高井則之, 坂本 亘, 荒井修亮(1996): 琵琶湖北湖塩津湾におけるビワコオオナマズの回遊測定. 海洋理工学会誌, **2**, 91-96.
- 小井土 隆, 宮部尚純(1991): 5. マグロ類, 「テレメトリーによる水生動物の行動解析」(添田秀男編), 恒星社厚生閣, 東京, 55-66.
- Kooyman, G. L.(1965): Techniques used in measuring diving capacity of Weddellseals. *Polar Rec.*, **12**, 391-394.
- 黒木敏郎(1967): 7. 魚と水温刺激. 日水誌, **33**, 264-247.
- Lucas, M. C. ,Priede, I. G. ,Armstrong, J. D. ,Gindy, A. N. Z. ,and Vera, L. De(1991) : Direct measurements of metabolism, activity and feeding behavior of pike, *Esox lucius* L. , in the wild, by the use of heart rate telemetry. *J. Fish Biol.*, **39**, 325-345.
- 町中 茂 (1977): バイオ・テレメトリー・システムによるブリの行動生態に関する研究. 海洋科学, **9 (12)**, 20-26.
- 町中 茂 (1980): バイオ・テレメトリー・システムによるマダイの行動生態に関する研究. 石川水試報, **3**, 1-20.
- Moffitt, B. P. and Crawshaw, L. I. (1983): Effects of acute temperature changes on metabolism, heart rate, and ventilation frequency in carp *Cyprinus carpio* L. *Physiol. Zool.*, **56(3)**, 397-403
- 諸岡 等(1967): 活魚輸送に関する研究. 長崎水試論文集, 第3集, 1-53.
- Morreale, S. J., Standra, E. D., Spotila, J. R. and Paladino, F. V.(1996): Migration corridor for sea turtles. *Nature*, **384**, 319-320.
- 宗清正廣, 傍島直樹 (1981): 京都府沿岸域におけるマダイ群の回遊パターン. 京都府海洋センター研究報告, **5**, 1-16.

- 村山秀男 (1977): 新潟県(両津湾)におけるブリの移動について. 海洋科学, **9** (12), 27-34.
- Naito, Y., Le Boeuf, B. J., Asaga, T. and Huntry, A. C.(1989): Long term diving record of an adult female elephant seal. *Antarctic Rec.*, **33**, 1-9.
- 難波憲二, 村地四郎, 河本真二, 中野義久(1973): 魚類の心電図に関する研究 -I. 広島大学水産学部紀要, **12**, 147-154.
- 難波憲二(1978): 10. 魚類心電図の導出方法, 「魚の呼吸と循環」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 129-131.
- 梨田一也(1997): マイクロデータロガーによるヒラメの行動解析. 月刊海洋, **29** (3), 149-153.
- 西田輝己(1974): ヒラメの酸素消費量の測定. 鳥取県水産試験場報告, **15**, 103-104.
- 野村晋一, 茨木弟介, 広瀬昶, 白旗総一郎(1972): 魚類心電図用テレメーターの応用に関する研究 -I. 日水誌, **38**, 1105-1117.
- 尾崎久雄(1970): 魚類生理学講座第2巻 III 呼吸の生理, 第1版, 緑書房, 東京, 161-253.
- Priede, I. G. and Tytler, P.(1977): Heart rate as a measure of metabolic rate in teleost fishes; *Salmo gairdneri*, *Salmo trutta* and *Gadus morhua*. *J. Fish Biol.*, **10**, 231-242.
- Priede, I. G. and Young, A. H.(1977): The ultrasonic telemetry of cardiac rhythms of wild brown trout (*Salmo trutta* L.) as an indicator of bio-energetics and behavior. *J. Fish. Biol.*, **10**, 299-318.
- Priede, I. G.(1983): Heart rate telemetry from fish in the natural environment. *Comp. Biochem. Physiol.*, **76A**(3), 515-524
- Reynolds, W. W., McCauley, R. W., Casterlin, M. E. and Crawshaw, L. I.(1976) : Body temperatures of behaviorally thermoregulating largemouth blackbass (*Micropterus salmoides*). *Comp. Biochem. Physiol.*, **54A**, 461-463.
- Rogers, S. C., Church, D.W., Weatherley, A. H. and Pincock, D. G.(1984): An automated ultrasonic telemetry system for the assessment of locomotor activity in free-ranging rainbow trout, *Salmo gairdneri*, Richardson. *J. Fish Biol.*, **25**, 697-710
- Ross, L. G., Watts, W. and Young, A. H.(1981): An ultrasonic biotelemetry system for the continuous monitoring of tail-beat rate from free-swimming fish. *J. Fish Biol.*, **18**, 479-490.

- Sakamoto, W., Uchida, I., Naito, Y., Kureha, K., Tsujimura, M. and sato, K.(1990): Deep diving behavior of the loggrehead turtle near the frontal zone. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 1435-1443.
- Sakamoto, W., Sato, K., Tanaka, H. and Naito, Y.(1993): Diving patterns and swimming environment of two loggerhead turtles during interesting. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 1129-1137.
- Sakamoto, W., Bando, T., Arai, N. and Baba, N.(1997): Migration path of the adult female and male loggerhead turtles *Caretta caretta* determined through satellite telemetry. *Fish. Sci.*, **63**, 547-552.
- Smith, E. N., Robertson, L. Stanley., Adams and R. Steven. (1981): Thermoregulation of the spiny soft-shelled turtle *Trionyx spinfer*. *Physiol. Zool.*, **54** (1), 74-80.
- Stevens, E. D. and Randall, D. J. (1967): Changes of gas concentration in blood and water during moderate swimming activity in rainbow trout. *J. exp. Biol.*, **46**, 329-337 (1967).
- Sureau, D. and Lagardere, J. P.(1991): Coupling of heart rate and locomotor activity in sole, *Solea solea* (L.), and bass, *Dicentrarchus labrax* (l.), in their natural environment by using ultrasonic telemetry. *J. Fish Biol.*, **38**, 399-405.
- Takai, N., Sakamoto, W., Maehata, M., Arai, N., Kitagawa, T. and Mitsunaga, Y.(1997): Settlement Characteristics and Habitats Use of Lake Biwa Catfish *Silurus biwaensis* Measured by Ultrasonic Telemetry. *Fish. Sci.*, **63**, 181-187.
- 田中秀二(1997): 沿岸域における産卵回帰中のサケの遊泳行動. 月刊海洋, **29** (3), 149-153.
- 田中 彰(1991): 6. イルカ類, 「テレメトリーによる水生動物の行動解析」(添田秀男編), 恒星社厚生閣, 東京, 67-79.
- 千葉健治(1983): 遊泳運動と酸素消費量. 海洋科学, **154**, 226-231.
- 上野正博, 和田洋蔵, 原 哲之, 宗清正広(1991): 丹後海南部の海底付近に見られる低温水の侵入現象. 京都府立海洋センター報, **14**, 58-64.
- Weatherley, A. H., Kaseloo, P. A., Gare, M. D., Gunn, J. M. and Lipicnik B.(1996): Field activity of lake trout during the reproductive period monitored by electromyogram radiotelemetry. *J. Fish Biol.*, **48**, 675-685.

Weatherley, A. H., Rogers, S. C., Pincock, D. G. and Patch, J. R..(1982): Oxygen consumption of active rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, derived from electromyograms obtained by radiotelemetry. *J. Fish Biol.*, 20, 479-489.

